REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 26, nº 8. — Novembre 1918.

Sur un cas d'encephaloschisis et le modelage céphalique de l'embryon des Mammifères

PAR

Eug. BUJARD

Avec les planches 9 et 10
et 14 figures dans le texte.

En 1906, M. Julmy, vétérinaire des Abattoirs de Genève, nous remettait un œuf de Mouton avec grossesse gémellaire. Cet œuf, extérieurement normal, contenait deux embryons dans deux amnios distincts et distants l'un de l'autre ; nous n'avons remarqué aucune malformation apparente des enveloppes.

Le premier embryon, normal, fortement enroulé sur lui-même, mesurait à l'état frais 7mm de longueur de l'apex au coccyx. Il nous servira d'étalon de comparaison au cours de cette étude [1].

Le second embryon, monstrueux, moins fortement enroulé sur lui-même, mesurait à l'état frais 7mm,8 de longueur de l'apex au coccyx. Il est caractérisé, à première vue, par une fissuration complète du prosencéphale, qui est largement ouvert à

[1] Cet embryon a déjà fait l'objet d'une note descriptive que nous avons présentée à la 13e réunion de l'Association des Anatomistes tenue à Paris en 1911. *Reconstructions plastiques du système nerveux central, des ganglions et des épithéliums neuro-sensoriels céphaliques d'un embryon de Mouton de 7mm.* C. R. de l'Assoc. des Anatomistes, p. 205-211, Paris, 1911.

l'extérieur et dont les bords sont renversés en dehors; de plus, la région stoméale et les arcs branchiaux sont malformés.

Les deux embryons ont été fixés dans la liqueur de GILSON, colorés par l'hemalun-éosine, enrobés dans la paraffine et mis en coupes sériées de 5 μ d'épaisseur.

Pour chacun d'eux, nous avons fait les reconstructions suivantes (avec un grossissement de 50 diamètres).

A. Reconstructions plastiques (Plattenmodellen de BORN) :

1. Forme extérieure et cavité bucco-pharyngienne ;
2. Système nerveux céphalique et organes des sens ;
3. Pharynx et première partie du mésenteron ;
4. Cœur, forme générale et tube endocardique.

B. Reconstructions graphiques, projections médianes :

1. Système nerveux, somites et mésenteron ;
2. Rapports entre les ganglions cérébraux, les placodes ganglionnaires et les fentes branchiales ;
3. Cœur et arcs aortiques.

Nous diviserons notre description en trois chapitres : I. Embryon normal ; II. Embryon monstrueux ; III. Comparaison et discussion.

I. EMBRYON NORMAL.

(7mm de longueur.)

1. *Forme extérieure.* (Pl. 9, fig. 4).

Cet embryon est si régulièrement enroulé en spirale, que sa courbure dorsale peut être inscrite dans un arc de cercle. La tête, légèrement dyssymétrique, est déjetée à gauche; la queue, un peu tordue sur elle-même, est déviée à droite.

La voussure cardiaque et la région abdominale proéminent fortement à droite; le cordon ombilical (*c. o.*), pincé entre la tête et la queue (C.), se contourne à droite.

Les bourgeons des membres antérieurs (M. A.) sont bien dessinés et forment deux saillies ovoïdes, nettement découpées sur le corps, surtout au niveau de la future région

axillaire. Les bourgeons des membres postérieurs sont à peine indiqués et ont l'aspect de deux masses arrondies, mal délimitées et dyssymétriques. La distance séparant les bourgeons des membres est notablement plus grande à gauche qu'à droite, par suite de la torsion de la région caudale sur la droite.

La tête, qui nous intéresse davantage, est aplatie latéralement. Sa courbure régulière en spirale est déformée par une bosse apicale, mésencéphalique, très marquée, suivie d'un affaissement et même d'une légère ensellure correspondant au rhombencéphale. La région frontale (prosencéphale) est plus large et plus arrondie ; sa voussure est plus forte à gauche. Le neuropore céphalique est fermé et même complètement effacé. Le stomeum est réduit à une fente étroite oblique (*st.*), entre les régions frontale et mandibulaire, fente par laquelle on aperçoit le diverticule hypophysaire et l'entrée du pharynx.

Des bourgeons de la face, seuls les bourgeons frontaux et mandibulaires sont bien nets.

Le bourgeon frontal forme une masse arrondie, correspondant au prosencéphale, plus bombée à gauche qu'à droite. Les placodes olfactives y sont à peine dessinées. De chaque côté, une fossette marque la place des placodes cristalliniennes (*p. c.*). La fossette cristallinienne droite est surtout bien visible. Sur la face droite, entre la fossette cristallinienne et l'angle du stomeum (*st.*), une voussure arrondie peut être interprétée comme l'ébauche du bourgeon maxillaire supérieur (*m. s.*) ; cette image est moins visible sur la face gauche.

L'arc mandibulaire (*m.*) forme un bourrelet volumineux, creusé en son centre, arrondi à ses extrémités et plus épais à droite qu'à gauche. Sa direction est oblique, de telle sorte que sa saillie gauche est située un peu plus dorsalement. Cette déviation n'est que la conséquence de la torsion de la tête sur la gauche, ce qui accentue le relief de cette face.

Par le même mécanisme, la région branchiale est plus étendue et plus plane à droite, plus vallonnée et plus ramassée

à gauche. Quatre fentes branchiales (*f.*) sont disposées régulièrement en éventail, de chaque côté. Les arcs hyoïde et mandibulaire sont plus ou moins fusionnés en une seule masse.

A droite, la première fente branchiale est à peine creusée en une fossette, sur la masse hyoïdo-mandibulaire. La deuxième fente est ouverte en arrière de la région hyoïde. Les troisième et quatrième fentes sont indiquées par de légères rainures.

A gauche, la première fente est marquée par un sillon très net entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïde et s'ouvre à l'extrémité dorsale de ce sillon. La deuxième fente, fermée, est profondément creusée en arrière de l'arc hyoïde. Les troisième et quatrième fentes sont à peine dessinées.

2. *Appareil nerveux et organes des sens.* (Pl. 9, fig. 1 ; Pl. 10, fig. 7 et 9).

Le canal cérébro-médullaire est encore au début de son modelage. Son calibre est presque partout le même ; cependant, les trois vésicules cérébrales primitives sont déjà dessinées. Le neuropore céphalique est totalement fermé. Dans sa forme générale, le canal neural répète l'enroulement spiral de l'embryon. La courbure nucale est confondue avec lui. La courbure pontique est ébauchée et dessine l'ensellure rhombencéphalique. Seule, la courbure apicale (*c. a.*) est achevée, comme une véritable plicature du cerveau au niveau du mésencéphale.

Le canal médullaire est régulièrement modelé ; il est flanqué, de chaque côté, de la série de ses ganglions spinaux, placés chacun en regard du somite correspondant.

Le rhombencéphale est un peu élargi et commence à dessiner le IV[e] ventricule ; il faut noter une légère asymétrie de cette région, due à la torsion spirale de la tête, qui fait que l'angle ventriculaire droit est un peu plus bas que le gauche (Voir fig. XII, page 297, *rh.*). Les parois du rhombencéphale présentent encore quelques vagues ondulations, les restes des neuromères (*n.*I-*n.*VIII). Très peu visibles sur

les modelages [1], huit de ces plissements ont pu être repérés graphiquement, en avant de la région occipitale. Deux autres sillons indiquent, le premier, la limite entre les futurs télencéphale (hémisphères) et diencéphale, le second, la limite entre celui-ci et le mésencéphale. Un troisième sillon, dans le prolongement de la courbure apicale, divise cette dernière vésicule en deux segments (neuromères ?).

De chaque côté du rhombencéphale est appendue la série des ganglions craniens. La masse ovoïde du ganglion trijumeau (*g.* V) correspond au II[e] neuromère. La massue légèrement bilobée du ganglion acoustico-facial (*g.* VII-VIII) s'attache au IV[e]. Le fuseau du ganglion glosso-pharyngien (*g.* IX) dépend du VI[e]. Quant au ganglion pneumogastrique (*g.* X), il est suspendu très obliquement, en regard des VII[e] et VIII[e] neuromères plus ou moins fusionnés, par deux racines, une courte racine bulbaire et une longue racine spinale. Cette dernière s'incurve régulièrement sur la face latérale du rhombencéphale, au-dessus de l'émergence des trois groupes radiculaires de l'hypoglosse (*r.* XII) et se termine par un renflement (ganglion de Froriep ? [*g.* F.]) en avant du premier ganglion spinal cervical (*g.* C_1). Le trajet de cette racine correspond à celui de la crête ganglionnaire primitive, dont elle serait le reste. Cependant, nous n'avons pas pu retrouver de cellules ganglionnaires; la racine est déjà exclusivement composée de fibres. On peut repérer, dans cette même région, les traces de trois somites occipitaux (*S. o.*).

Par suite de la torsion de la tête sur la gauche, les séries neuromériques et ganglionnaires droites sont un peu plus basses et un peu plus en avant que du côté opposé.

Chacun des ganglions acoustico-facial, glosso-pharyngien et pneumogastrique, se dirige obliquement vers la surface cutanée et se termine au niveau d'une placode épidermique en connexion avec les fentes branchiales et que nous décrirons à

[1] Par suite de la direction transversale des coupes, par rapport au canal neural.

propos du pharynx. Le ganglion trijumeau fait seul exception et ne présente aucune placode épithéliale au niveau de son affleurement à la surface ectodermique.

Entre les ganglions des VIIe-VIIIe et IXe paires craniennes, s'enchâssent les vésicules auditives (*v. a.*), étroitement appliquées contre le rhombencéphale au niveau du Ve neuromère ; elles sont en relations épithéliales intimes avec le ganglion acoustico-facial.

Le mésencéphale est régulièrement élargi. Il est subdivisé en deux segments inégaux, neuromères ? (fig. VIII [p. 279], *y* et *z*), par le sillon que nous avons déjà signalé dans le prolongement de la courbure apicale.

Le prosencéphale présente de chaque côté, au-dessus des vésicules optiques (*v. o.*), une large voussure, ébauches des hémisphères (*hém.*). L'infundibulum est à peine dessiné. A ce niveau, cependant, le cerveau s'incruste dans un diverticule stoméal, l'hypophyse (*hyp.*), dont nous reparlerons plus loin.

Du côté cavitaire, la région cérébrale est peu différenciée. On remarque seulement, au niveau du prosencéphale, les fossettes hémisphériques et les diverticules des recessus optici, et au niveau du rhombencéphale l'alignement des plissements neuromériques, dont les 2me, 3me et 4me sillons sont surtout bien marqués.

Les organes des sens sont peu modelés. Les vésicules auditives (*v. a.*) sont encore ovoïdes et pressées contre le rhombencéphale entre les ganglions VIIe-VIIIe et IXe. Les cupules rétiniennes (*v. o.*) reçoivent dans leur fossette les placodes des cristallins (*p. c.*), sans qu'il y ait intercalation conjonctive entre eux. Les placodes olfactives (*p. o.*) dessinent des plages très légèrement excavées à la surface des bourgeons frontaux. Les placodes lenticulaires des cristallins et les placodes olfactives sont reliées par une surface épithéliale épaissie qui constitue une sorte de large aire sensorielle frontale[1] (fig. I et II, p. 252, *s. f.*).

[1] BUJARD (2), p. 209.

3. *Pharynx et placodes épibranchiales.* (Pl. 9, fig. 3 et texte fig. I et II).

La fente buccale est très étroite; c'est une simple fissure (*st.*) orientée obliquement entre la région frontale et l'arc mandibulaire.

Immédiatement en arrière de la région olfactive, le plafond stoméal est creusé en un ample sac hypophysaire (*hyp.*), dont le fond est déprimé par l'infundibulum diencéphalique, qui s'y enchâsse très exactement.

La cavité du stomeum se continue directement avec le pharynx (*ph.*). Celui-ci, très aplati dans le sens dorso-ventral, est légèrement tordu sur lui-même, de telle sorte que le bord droit est un peu plus ventral que le bord gauche, qui paraît avoir été reporté dorsalement par l'enroulement spiral. Ni le plafond, ni le plancher, régulièrement recourbés, ne présentent de saillies spéciales, si ce n'est l'impression du bulbe artériel sur la paroi ventrale du pharynx. Au niveau du 2me arc branchial, se détache, sur la ligne médiane, le bourgeon de la glande thyroïde (*th.*) [1].

Les deux bords latéraux du canal pharyngien sont découpés par la série des poches branchiales (*f.*).

A droite, la première poche s'effile en un long canal pharyngo-branchial, oblique, dirigé dorsalement, dont le fond affleure directement l'ectoderme et s'y soude sans se perforer. La deuxième poche forme, de même, un diverticule latéral, plus court cependant, qui s'ouvre en arrière de la saillie du deuxième arc branchial (arc hyoïde). Les troisième et qua-

[1] Au-dessus du pharynx s'allonge la corde dorsale (Pl. 9, fig. 7, *c. d.*), libre sur toute sa longueur. Son extrémité apicale dessine un crochet et adhère à un petit cordon épithélial qui se détache du pharynx immédiatement en arrière du diverticule hypophysaire. On a l'impression que la corde, entraînée par le glissement en avant du rhombencéphale, s'est brisée à ce niveau-là et que son extrémité réelle est restée attachée an pharynx. Cette image rappelle celle décrite par von Kupffer, aussi chez le Mouton. Nous nous proposons d'y revenir dans une note spéciale, de comparer l'embryon de Mouton avec d'autres espèces animales et de discuter plus complètement la valeur de ce crochet apical de la corde dorsale.

trième poches, beaucoup moins largement dessinées, sont soudées à l'ectoderme mais restent aveugles.

A gauche, la première poche branchiale, très profondément creusée, s'allonge du côté dorsal en un canal pharyngo-branchial, aplati dans le sens caudo-cranial et perforé au-dessus de la grosse saillie hyoïdo-mandibulaire. La deuxième, plus petite, est un diverticule acuminé, déformé à la fois dans le sens dorsal et caudal et qui s'accole au profond sillon épidermique creusé

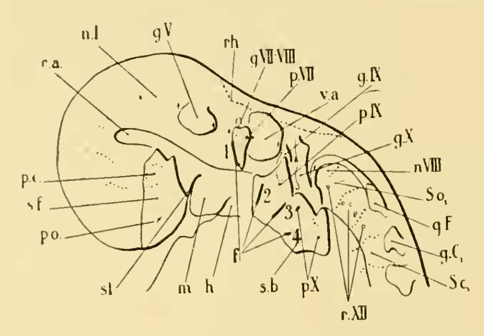


Fig. I. — Embryon normal. Appareil nerveux et placodes épibranchiales gauches (gr. 12,5).

c. a. = courbure apicale.
f. (1 à 4) = fentes branchiales.
g. (V à X) = ganglions craniens.
g. C1. = 1er ganglion cervical.
g. F. = ganglion de Froriep.
h. = arc hyoïde.
m. = arc mandibulaire.
n. (I à VIII) = neuromères.
p. (VII, IX, X) = placodes épibranchiales.
p. c. = placode cristallinienne.
p. o. = placode olfactive.
r. XII. = racines de l'hypoglosse.
rh. = angle du rhombencéphale.
s. b. = aire sensorielle branchiale.
S. c1. = 1er somite cervical.
s. f. = aire sensorielle frontale.
S. o1. = 1er somite occipital.
st. = angle du stoméum.
v. a. = vésicule auditive.

en arrière de l'arc hyoïde. Les troisième et quatrième poches ont les mêmes caractères que de l'autre côté.

Enfin, de chaque côté, la quatrième poche présente un diverticule caudal libre (*5 f.*) et sans accolement ectodermien, qui paraît être l'ébauche d'une cinquième poche (corps ultimobranchial des auteurs).

Très large au niveau des deux premiers arcs, le pharynx se rétrécit peu à peu au niveau des derniers. Au-dessous de la région branchiale, il s'aplatit latéralement et se bifurque pour se continuer avec la trachée (*T.*) et l'œsophage (*o.*).

Du côté ectodermien, les poches branchiales sont creusées dans un épaississement épidermique en connexion avec les placodes ganglionnaires des nerfs craniens. L'affleurement superficiel de ceux-ci se fait dans l'ordre suivant.

Le ganglion pneumogastrique (*g*. X) s'approche de l'ectoderme au-dessus des troisième et quatrième poches branchiales ; mais il est déjà détaché de ses connexions épidermiques. Sa large placode est creusée de deux très petites fossettes (*p*. X) ;

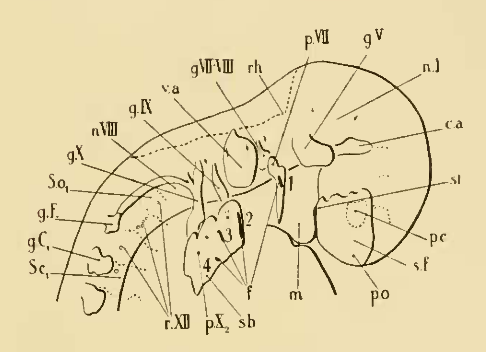


Fig. II. — Embryon normal. Appareil nerveux et placodes épibranchiales droites (gr. 12,5).

c. a.	= courbure apicale.	*p. o.*	= placode olfactive.
f. (1 à 4)	= fentes branchiales.	*r.* XII	= racine de l'hypoglosse.
g. (V à X)	= ganglions craniens.	*rh.*	= angle du rhombencéphale.
*g. C*1.	= 1er ganglion cervical.	*s. b.*	= aire sensorielle branchiale.
g. F.	= ganglion de Froriep.	*S. c*1.	= 1er somite cervical.
m.	= arc mandibulaire.	*s. f.*	= aire sensorielle frontale.
n. (I à VIII)	= neuromères.	*S. o*1.	= 1er somite occipital.
p. (VII, IX, X)	= placodes épibranchiales.	*st.*	= angle du stoméum.
p. c.	= placode cristallinienne.	*v. a.*	= vésicule auditive.

l'une est située entre la troisième et la quatrième poche branchiale, l'autre plus ou moins en arrière de la quatrième poche, passablement au delà de l'extrémité du ganglion. Ces fossettes, très nettes et facilement repérables graphiquement sur la face gauche de l'embryon, sont à peine marquées sur la face droite. Nous discuterons plus loin la valeur topographique de ces fossettes (p. 283).

Le ganglion glosso-pharyngien (*g*. IX) affleure l'épiderme à mi-distance entre les deuxième et troisième poches branchiales. Sa placode (*p*. IX) dessine une petite fossette très nette à gauche, moins visible à droite.

Le ganglion acoustico-facial (*g.* VII-VIII) touche à l'ectoderme immédiatement au-dessus et un peu en arrière de la première poche (*p.* VII).

Le ganglion trijumeau (*g.* V) n'a pas d'affleurement marqué par une placode.

Cette disposition des placodes se superpose complètement à celle qu'a décrite FRORIEP (6), en 1885, chez les embryons de Bœuf, en insistant sur la complexité du ganglion et de la placode du nerf vague[1].

Les placodes des IX[e] et X[e] paires craniennes font partie intégrante d'une large nappe épithéliale épaissie (*s. b.*), dans laquelle sont creusées les 2[me], 3[me] et 4[me] fentes branchiales (*f*). Cette nappe, plus ou moins régulière à son bord ventral, présente très nettement trois ondulations à son bord dorsal, au niveau des 3[me], 4[me] et 5[me] arcs branchiaux. Celles-ci correspondent, la première à la placode du glosso-pharyngien (*p.* IX), les deux autres à la placode du pneumogastrique (*p.* X). Par contre, la placode acoustico-faciale (*p.* VII) forme une aire épithéliale isolée, se continuant seulement avec les bords épaissis de la première fente branchiale. Il est à remarquer que la vésicule auditive (*v. a.*) se trouve exactement au-dessous de l'épithélium aminci qui recouvre l'intervalle séparant la placode acoustico-faciale de la nappe épidermique des autres placodes.

Nous avons déjà dit ailleurs[2] qu'au niveau des placodes ganglionnaires, aussi bien qu'au niveau des placodes olfactives, la limite épithéliale était mal marquée. On a nettement l'impression de surprendre des points de ségrégation de l'épithélium dans la profondeur. Nous nous sommes demandé si cette nappe épithéliale ne constituerait pas une large aire sensorielle branchiale (*s. b.*); elle serait alors à mettre en parallèle avec celle qui existe dans la région frontale et fournit les placodes olfactives et cristalliniennes.

[1] Comparer par exemple, avec la fig. II de la planche I : embryon de Bœuf de 8mm,8.

[2] BUJARD (2), p. 209 et 210.

4. *Cœur et arcs aortiques.* (Pl. 10, fig. 9 et texte fig. III).

Le modelage général du cœur est déjà achevé, extérieurement du moins.

Les oreillettes (*o. d., o. g.*), nettement cloisonnées, occupent la région située immédiatement en avant du pharynx, entre les quatrièmes poches branchiales et les ébauches pulmonaires. Les deux oreillettes sont très inégales de volume. L'oreillette droite, beaucoup plus grande, est deux fois plus haute et une fois et demie plus large que l'oreillette gauche ; les veines se déversent dans un large sinus veineux (S. V. au niveau du sillon auriculo-ventriculaire.

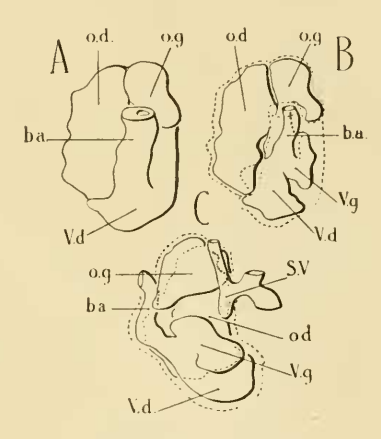


Fig. III. — Embryon normal. A cœur. B endocarde vu de face. C endocarde vu de profil (gr. 15).

b. a. = bulbe artériel.
o. d. = oreillette droite.
o. g. = oreillette gauche.
S. V. = sinus veineux.
V. d. = ventricule droit.
V. g. = ventricule gauche.

Le sinus veineux est une sorte de sac transversal, qui s'ouvre dans l'oreillette droite par un étroit pertuis. Il collecte les deux canaux de Cuvier, placés symétriquement, et la veine avec inférieure, qui débouche directement à son angle droit.

Les ventricules (V. *d.*, V. *g.*), incomplètement divisés, forment une masse ovoïde, à parois charnues, dirigée en avant et à gauche où elle détermine la grosse voussure cardiaque saillante entre la tête et la région hépatique. A droite, le ventricule est recouvert aux deux tiers par l'énorme oreillette; à gauche, il est entièrement visible. Les deux cavités communiquent encore entre elles au niveau d'un étroit carrefour, où débouche le canal auriculo-ventriculaire commun et d'où se dégage le bulbe artériel (*b. a.*). Toute la masse ventriculaire est légèrement tordue, de telle sorte que le ventricule gauche est placé un peu au-dessus du droit qui constitue à lui seul la pointe du cœur.

Le bulbe artériel se dirige sur la face céphalique des oreillettes, qui l'enveloppent en partie, et vient s'incruster dans la paroi ventrale du pharynx, au niveau des 3me et 4me arcs branchiaux. A ce même niveau, il se divise et donne, à droite et à gauche, quatre branches.

Un premier rameau très court, la carotide externe (*c. e.*), s'allonge sur la face ventrale du pharynx de chaque côté du bourgeon thyroïdien. Deux autres branches, les 3me et 4me arcs aortiques (*b. a.*, 3 et 4) passent sur les parois latérales du pharynx, dans leurs arcs branchiaux respectifs, et se rejoignent du côté dorsal pour former les deux aortes primitives (*a. p.*). Enfin, un quatrième rameau, dirigé dans le sens caudal, paraît être l'ébauche ventrale du 6me arc aortique (*b. a.*, 6) ; vis-à-vis de ce rameau l'aorte primitive émet une courte collatérale qui serait l'ébauche dorsale de ce même 6me arc.

Ces diverses branches sont légèrement asymétriques, comme toute la région ; les arcs droits sont un peu plus courts et plus ramassés sur eux-mêmes que les gauches.

Du côté céphalique, les aortes primitives se prolongent dorsalement par deux rameaux artériels, les carotides internes (*c. i.*), qui longent régulièrement le canal cérébral.

Enfin, les aortes primitives (*a. p.*) fusionnent au niveau des 5mes segments cervicaux, en une seule aorte dorsale (*a. d.*); cette fusion n'est pas totale et sur un assez long trajet il est encore possible de reconnaître la double origine de l'aorte.

En résumé, notre embryon de Mouton est un embryon normal, qui correspond comme forme et comme anatomie aux embryons de Mammifères de même grandeur : embryon de Porc, de Lapin, etc., de 5 à 7^mm^ de longueur[1]. Il ressemble beaucoup, entre autres, à l'embryon humain de la fig. 10 des *Normentafeln* de KEIBEL und ELZE (7, VIII), embryon R. MEYER, de 5^mm^ de long (n° 18 des tables).

[1] KEIBEL (7).

Ses normes caractéristiques sont les suivantes.

1. Longueur : frais 7^{mm}; après reconstruction $5^{mm},5$.

2. Forme extérieure : embryon régulièrement enroulé en spirale.

3. Appareil nerveux : canal cérébro-médullaire complètement fermé ; 5 vésicules cérébrales ; 8 neuromères rhombencéphaliques ; toit de la fosse rhomboïdale très aminci ; ganglions spinaux et ganglions craniens complets ; placodes épithéliales du facial, du glosso-pharyngien et du pneumogastrique.

4. Appareil visuel : placodes cristalliniennes enchâssées dans les cupules rétiniennes, sans intercalation de mésoderme.

5. Appareil auditif : vésicules auditives complètement détachées de l'ectoderme.

6. Appareil olfactif : placodes olfactives encore planes.

7. Stomeum et hypophyse : cavité buccale primitive très étroite ; large diverticule hypophysaire.

8. Appareil branchial et pulmonaire : 4 poches branchiales pharyngiennes soudées à l'ectoderme ; les 2 premières poches ouvertes extérieurement ; thyroïde médiane pédiculée ; trachée et ébauches des deux poumons.

9. Corde dorsale : libre sur toute sa longueur, son extrémité craniale en connexion avec le pharynx par un cordon épithélial.

10. Appareil digestif et glandes annexes : estomac fusiforme, orienté dans le plan médian ; anse intestinale primitive ; pas de traces du pédicule vitellin ; foie trabéculaire ; bourgeon pancréatique.

11. Appareil vasculaire : cœur modelé en oreillettes et ventricules ; ébauches des trabécules myocardiques des parois ventriculaires (le cœur correspond comme stade au modèle 5 des reconstructions de Born : embryon de Lapin de 6^{mm}) ; 3me et 4me arcs aortiques complets ; 6me arc incomplet ; aortes primitives fusionnées en une aorte dorsale.

12. Membres : bourgeons arrondis.

II. Embryon monstrueux.

(7^{mm},8 de longueur).

1. *Forme extérieure.* (Pl. 9, fig. 5).

Cet embryon est, dans son ensemble, un peu plus volumineux que son frère. Son enroulement spiral est inverse et beaucoup moins serré que celui de l'autre embryon. En réalité, le corps dessine plutôt une sorte d'U renversé qu'une véritable spire. La courbure dorsale est régulière, mais la tête et la queue sont malformées. La tête monstrueuse est légèrement déviée à droite (à gauche chez l'embryon normal). La queue, complètement déformée, est recourbée à gauche (à droite chez l'embryon normal). L'appendice caudal, très allongé, décrit une double courbure en S et forme une sorte de petit crochet terminal (Pl. 10, fig. 8, c.).

La voussure cardiaque fait saillie à droite, tandis que la région abdominale dessine une large convexité à gauche. Le cordon ombilical (*c. o.*), creusé d'une cavité contenant une hernie intestinale, est dirigé directement en avant.

Les bourgeons des membres antérieurs (M. A.) sont beaucoup mieux modelés que ceux des membres postérieurs (M. P.) ; ils ont les mêmes caractères que ceux de l'embryon normal. Leur asymétrie est marquée par une distance plus courte à gauche qu'à droite, c'est-à-dire que leur position est inverse de celle des membres de l'embryon normal, ce qui n'est que la conséquence de l'enroulement général, inversé lui-même.

La tête, très asymétrique, est complètement malformée ; sa courbure régulière a fait place à une forme plus redressée. La tête s'étend plus ou moins en ligne droite de la région nucale à la saillie apicale du mésencéphale ; elle est creusée dans sa partie moyenne par l'ensellure rhombencéphalique. Enfin, la région frontale est largement ouverte et laisse voir la cavité du prosencéphale (*c. s.*).

Sur la face gauche, la malformation du cerveau est peu

visible. Cette face, plus ou moins plane dans son ensemble, est vallonnée d'une série de fossettes et de sillons : en avant la fossette cristallinienne, puis l'angle de la fente stoméale, enfin les sillons et les ouvertures dorsales des trois premières fentes branchiales régulièrement alignées. Entre la fossette du cristallin et l'angle stoméal, une masse arrondie, mal délimitée vis-à-vis de l'arc mandibulaire, paraît être l'ébauche du bourgeon maxillaire supérieur. Entre les fentes branchiales, le relief des arcs est très puissant, surtout celui des arcs mandibulaire et hyoïde.

La face droite est ramassée sur elle-même, comme si elle n'avait pas eu la possibilité de s'accroître et de se modeler normalement. La malformation prosencéphalique y est prépondérante. La région branchiale est très courte ; l'arc mandibulaire (*m.*) et l'arc hyoïde (*h.*) forment une double saillie, creusée très profondément d'un sillon au-dessus duquel s'ouvre la première fente branchiale (*f.*) L'arc mandibulaire tout entier paraît repoussé du côté dorsal et forme une grosse voussure latérale au-dessous de l'ensellure rhombencéphalique. Le deuxième arc, arc hyoïde, est non moins proéminant ; il recouvre aux trois quarts le troisième arc, plus petit, et masque complètement l'orifice oblique de la deuxième fente branchiale. La troisième fente branchiale est ouverte latéralement, au fond d'une large dépression creusée entre l'arc hyoïde, la voussure cardiaque et la région dorsale. La quatrième fente est à peine indiquée. La fossette cristallienne (*p. c.*) droite est très nettement dessinée et délimite la voussure arrondie que nous avons interprétée à gauche comme ébauche du bourgeon maxillaire supérieur (*m. s.*).

Le stomeum (*st.*), ouvert obliquement en avant et à droite, se présente comme un large entonnoir, de section losangique, délimité par quatre masses arrondies. Les deux ventrales sont les deux moitiés de l'arc mandibulaire (*m,*) divisé par une profonde entaille médiane. Les deux dorsales constituent la région frontale, et sont séparées par une échancrure médiane au fond de laquelle s'ouvre un large orifice (Pl. 9, fig. 6, X)



faisant communiquer le stomeum et l'espace prosencéphalique ; en arrière de cet orifice on aperçoit le fond du diverticule hypophysaire (*hyp.*). Les bourgeons frontaux sont légèrement aplatis au niveau de l'ébauche des placodes olfactives.

Quant à la région prosencéphalique, elle est complètement ouverte (*e. s.*), jusqu'au niveau du mésencéphale ; nous en décrivons successivement les deux parois, toutes deux visibles sur la face droite.

La paroi gauche du cerveau (*pr. g.*) est peu déformée. Elle est marquée d'une série de dépressions et de voussures ; les dépressions correspondent d'arrière en avant : à la cavité du mésencéphale, à la cavité du diencéphale, à la fossette hémisphérique et à l'orifice de la vésicule optique (recessus opticus).

La paroi droite (*pr. d.*) est plus courte ; elle est renversée en dehors dans sa région dorsale et fait une saillie très épaisse sur la face latérale de la tête.

En examinant de face la région prosencéphalique, on aperçoit au fond de l'espace cérébral une série de sillons et d'orifices qui sont : du côté dorsal, l'orifice qui conduit dans la région postérieure du canal cérébral ; à droite de cet orifice, un sillon étroit et profond, qui ne paraît être qu'une malformation ; au-dessous, l'infundibulum du diencéphale, très étroit et correspondant au diverticule hypophysaire du stomeum ; de chaque côté, les « recessus optici » conduisant dans les vésicules rétiniennes ; enfin, immédiatement au-dessous de l'infundibulum, l'orifice faisant communiquer largement le stomeum et le prosencéphale, orifice déjà signalé plus haut.

Nous insisterons encore sur l'asymétrie grave de toute cette région ; cette asymétrie est telle que, par exemple, le recessus optique gauche est situé au-dessus et en arrière du recessus droit, qui paraît avoir gardé sa position normale.

2. *Appareil nerveux et organes des sens.* (Pl. 9, fig. 2 ; Pl. 10, fig. 8 et 10).

Le canal cérébro-médullaire présente la malformation caractéristique de cet embryon : la persistance d'une large ouverture

cérébrale. La forme générale du canal est déjà anormale, surtout au niveau du rhombencéphale, comme nous le verrons ci-dessous.

Les trois courbures cérébrales sont nettement accusées. La courbure apicale (*c. a.*) est très brusque au niveau du mésencéphale. La courbure nucale est fortement marquée, à la limite entre la région médullaire et le rhombencéphale. Enfin la courbure pontique est ébauchée en regard de l'émergence du trijumeau.

Il n'y a rien à dire de particulier sur le canal médullaire et sa double rangée de ganglions spinaux; cette région est normale.

Le rhombencéphale, par contre, est déjà nettement déformé. Au lieu d'être régulièrement recourbé dans le sens ventral, il s'allonge presque en ligne droite de la courbure nucale au mésencéphale. Sa cavité ventriculaire est entièrement reportée du côté gauche, de telle sorte que l'angle ventriculaire droit est situé beaucoup plus dorsalement que le gauche (Voir fig. XIII, page 299, *rh.*). De plus, la membrana tectoria est déchirée en plusieurs points ; une longue fissure (****) s'étend sur toute la moitié caudale de son insertion sur le bord gauche de la paroi rhombencéphalique ; une fissure semblable, mais beaucoup plus courte, existe à droite ; une ou deux petites perforations (**) de moindre importance s'ouvrent çà et là. Les parois ventriculaires présentent encore nettement les plissements neuromériques (*n.* I et suivants); ceux-ci sont beaucoup plus saillants à droite qu'à gauche, en même temps qu'ils sont plus resserrés les uns sur les autres. Nous avons retrouvé graphiquement, à gauche, les limites des Ier à VIIe neuromères, à droite, celles des Ier à VIe neuromères.

De chaque côté du rhombencéphale, s'aligne la série des ganglions craniens avec leur correspondance neuromérique habituelle. Le ganglion trijumeau (*g.*, V), de forme ovoïde, se détache du IIe neuromère, au-dessous de l'angle rhombencéphalique. Le ganglion acoustico-facial (*g.*, VII-VIII), bilobé, est suspendu au IVe neuromère. Le ganglion glosso-

pharyngien (g. IX), très allongé et libre à gauche, très court et accolé au Xe ganglion à droite[1], dépend du VIe neuromère. Le ganglion pneumogastrique (g. X), sorte de longue massue, est suspendu au VIIe neuromère par sa racine bulbaire. Sa racine spinale s'allonge au-dessus des émergences de l'hypoglosse et se glisse finalement au-dessous d'une masse ganglionnaire correspondant au 3me somite occipital; cette masse ne peut être que le ganglion de l'hypoglosse (g. F.), décrit par Froriep (6). Par suite de la déformation profonde qu'a subie la tête, la série de ganglions craniens est beaucoup plus ramassée sur elle-même à droite qu'à gauche. Cette concentration ganglionnaire, superposée du reste au resserrement neuromérique signalé ci-dessus, peut être mesurée par la dimension suivante: l'intervalle séparant la racine bulbaire du pneumogastrique de la racine du trijumeau est, à droite, de $^1/_5$ plus court qu'à gauche.

Ajoutons que, dans son ensemble, la série ganglionnaire gauche est reportée un peu plus en avant et un peu plus bas que la droite, c'est-à-dire qu'il y a là une disposition topographique inverse de celle décrite précédemment dans l'embryon normal et qui ne peut être qu'en relation avec la torsion inverse de la tête.

Le mésencéphale (*mes.*) est régulièrement élargi dans sa partie postérieure. Il n'y a là à signaler qu'une petite perforation de la paroi, au fond du sillon délimitant le mésencéphale et le rhombencéphale, qu'une courte fissure du bord dorsal et une petite ouverture du bord ventral au niveau de la courbure apicale. Dans sa partie antérieure, par contre, la vésicule cérébrale moyenne est totalement déformée et ouverte à l'extérieur. La fissuration du mésencéphale comprend deux orifices d'inégale valeur; une première ouverture petite et recouverte par l'ectoderme superficiel aminci, une seconde ouverture largement béante et se prolongeant directement avec la fissure prosencé-

[1] Cet accolement parait s'expliquer suffisamment, par le tassement qu'a subi la paroi droite du rhombencéphale, comme nous le répétons plus bas.

phalique (*e. s.*). A ce niveau, la paroi droite du mésencéphale est retroussée en arrière en un large volet visible superficiellement.

Le prosencéphale (*pr.*) est plus déformé encore. Nous décrirons successivement sa face gauche presque normale et sa face droite sur laquelle porte la malformation caractéristique de cet embryon.

La paroi gauche du prosencéphale (*pr. g.*) présente, extérieurement, des caractères très semblables à ceux que nous avons vus chez l'embryon normal. Un sillon peu marqué dessine la limite entre le mésencéphale et le futur diencéphale. La limite entre celui-ci et le télencéphale n'est guère plus nette; sur ce dernier émerge la cupule rétinienne (*v. o.*) de position et forme normales. Plus en avant, la voussure hémisphérique est régulièrement modelée. Il n'y a, en somme, rien de spécial à noter, si ce n'est le retroussement du bord dorsal de la paroi, qui est comme régulièrement ourlée.

La paroi droite du prosencéphale (*pr. d.*) est beaucoup plus petite que la gauche; elle est réduite à une lame rectangulaire, en continuité avec le volet mésencéphalique. De ses quatre bords, deux, l'inférieur et l'antérieur, sont entièrement libres et ourlés d'un bourrelet tissulaire. Le bord supérieur se replie et se continue avec une grosse saillie qui correspond à la limite entre le diencéphale et le mésencéphale. Le bord postérieur est découpé par l'échancrure hypophysaire et répond au stomeum. A l'angle supero-dorsal de cette lame cérébrale, se dresse la cupule rétinienne (*v. o.*) complètement écartée de sa position habituelle et rejetée dans le sens dorsal jusque tout près du ganglion trijumeau. Cette lame prosencéphalique est presque plane, la voussure hémisphérique, à laquelle elle correspond en réalité, y est à peine marquée.

La cavité du canal cérébral ne présente pas, au niveau du rhombencéphale, d'anomalies des parois autres que les perforations énumérées plus haut. Il est à noter, cependant, que les replis neuromériques y sont plus fortement marqués encore que sur la surface extérieure. De même, il n'y a pas de remarques

nouvelles à faire sur le mésencéphale. Seules, les parois internes du prosencéphale méritent une description complémentaire. Dans la région hypothalamique, on peut déjà noter l'ébauche du recessus mamillaris et plus en avant l'infundibulum; ce dernier est défoncé dans sa plus grande partie par le large orifice qui fait communiquer le stomeum et le cerveau (X).

La paroi gauche du prosencéphale, visible extérieurement, comme nous l'avons déjà dit à propos de la forme générale de l'embryon, est à peu près normale ; cependant elle est dans son ensemble beaucoup moins creuse que chez l'embryon normal. La paroi droite, par contre, a une allure toute spéciale ; elle est plissée deux fois sur elle-même, au niveau de la courbure apicale et au niveau de la limite antérieure du mésencéphale. Cette dernière, par suite de ce plissement, est marquée par une rainure très profonde qui correspond à la grosse saillie latérale que nous avons décrite plus haut. Plus en avant, un autre sillon sépare la région du diencéphale de la lame hémisphérique; ce sillon passe au-dessous de l'orifice du recessus optique et se prolonge jusqu'à l'ouverture infundibulaire, décrite ci-dessus.

En résumé, le canal neural est ouvert dans la région céphalique sur une étendue qui va du milieu du mésencéphale à la partie toute antérieure du prosencéphale. Il est à remarquer que la limite dorsale de l'ouverture principale et la courbure apicale sont sur une même ligne droite. (Pl. 10, fig. 10, prolongement de la ligne SV-B). Ce qui est en arrière de cette ligne est à peu près normal, ce qui est en avant est totalement malformé du côté droit. Un petit pont de substance nerveuse sépare la fissuration principale de l'orifice infundibulaire. La malformation de la moitié droite du prosencéphale est, avant tout, une hypoplasie générale compliquée d'un renversement de la paroi cérébrale en dehors et en arrière. L'anomalie principale de cet embryon est donc un encéphaloschisis (*e. s.*), avec déformation profonde de toute la région céphalique.

Les organes des sens sont normaux, quoique déplacés de leur position normale, par la déformation du système nerveux.

Les vésicules auditives (*v. a.*) sont encore ovoïdes et placées en regard du Ve neuromère rhombencéphalique, entre les ganglions glosso-pharyngien et acoustico-facial. Les cupules rétiniennes (*v. o.*), très asymétriques dans leur position, reçoivent dans leur fossette les placodes des cristallins (*p. c.*) sans qu'il y ait encore interposition de tissu conjonctivo-vasculaire entre la placode et la cupule. Les placodes olfactives (*p. o.*) sont très faiblement creusées à la surface des bourgeons frontaux.

Les placodes lenticulaires et olfactives sont indépendantes et ne constituent pas une aire sensorielle frontale comme chez l'embryon normal. Il faut signaler, cependant, que les placodes cristalliniennes se prolongent, à gauche surtout, par une sorte de bande épithéliale épaissie, jusque vers l'angle stoméal (fig. IV, p. 266, *p. c.*).

3. *Pharynx et placodes épibranchiales.* (Pl. 9, fig. 6 et texte fig. IV et V).

Le pharynx est tout aussi déformé que le système nerveux central. L'étroite fente buccale normale est élargie en un large espace rhomboïdal (*st.*). A l'angle dorsal, une gouttière conduit au diverticule hypophysaire (*hyp.*). Le fond de celui-ci est creusé en cupule pour recevoir l'infundibulum diencéphalique, mais toute sa paroi antérieure est largement ouverte et communique avec la cavité du prosencéphale (x.), comme nous l'avons dit dans la description de cette région. L'angle ventral est profondément creusé entre les deux parties de l'arc mandibulaire. Les angles latéraux (*st.*) sont très asymétriques ; l'angle droit est moins net et rejeté à la fois en arrière et en haut.

La même asymétrie se retrouve dans tout le pharynx (*ph.*), qui est tordu de telle sorte que son bord droit est beaucoup plus dorsal que le gauche. La torsion est telle que le plan du pharynx fait un angle de 45° environ avec le plan médian de l'embryon. Cette torsion est inverse de celle, beaucoup plus faible, qui existe dans l'embryon normal.

Le plafond pharyngien présente, dans sa partie la plus céphalique, une large voussure qui n'est rien d'autre qu'une déformation produite par le rhombencéphale. Sur le plancher, les arcs sont puissamment dessinés et une éminence très forte marque l'impression du bulbe artériel au niveau du troisième arc branchial [1].

Sur les bords latéraux du pharynx, les poches branchiales (*f.*) sont très irrégulières de forme et de position.

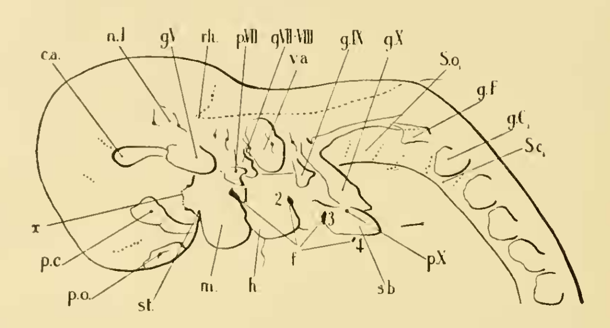


Fig. IV. — Embryon monstrueux. Appareil nerveux et placodes épibranchiales gauches (gr. 12,5).

c. a.	= courbure apicale.	*p. o.*	= placode olfactive.
f. (1 à 4)	= fentes branchiales.	*rh.*	= angle du rhombencéphale.
g. (V à X)	= ganglions craniens.	*s. b.*	= aire sensorielle branchiale.
g. C1.	= 1er ganglion cervical.	*S. c1.*	= 1er somite cervical.
g. F.	= ganglion de Froriep.	*S. o1.*	= 1er somite occipital.
h.	= arc hyoïde.	*st.*	= angle du stomeum.
m.	= arc mandibulaire.	*x.*	= orifice faisant communiquer l'infundibulum et le stoméum.
n. I	= 1er neuromère.	*v. a.*	= vésicule auditive.
p. (VII et X)	= placodes épibranchiales.		
p. c.	= placode cristallinienne.		

A gauche, les trois premières poches (*1-3 f.*) sont dirigées transversalement et s'ouvrent largement sur la surface ectodermienne. Toutes trois ont la forme de canaux pharyngo-branchiaux aplatis dans le sens dorso-ventral et séparés par les saillies puissantes des arcs branchiaux sur le plancher pharyngien. La quatrième poche pharyngienne (*4 f.*), quoique complè-

[1] La corde dorsale (Pl. 10, fig. 10, *c. d.*), isolée sur toute sa longueur, décrit un léger crochet à son extrémité craniale et se termine en connexion avec l'épithélium pharyngien; elle ne présente pas la brisure que nous avons signalée chez l'embryon normal.

tement dessinée, n'affleure pas encore l'ectoderme et par conséquent n'est pas perforée.

A droite, la première fente (*1 f.*) est longuement creusée en arrière de l'arc mandibulaire ; son canal pharyngo-branchial, très aplati, se dirige obliquement vers le dos et s'ouvre en biseau sur la partie dorsale de l'arc. La deuxième fente (*2 f.*) a la même forme ; son conduit pharyngo-branchial, plus court, se glisse en arrière pour réussir à percer au-dessous de l'énorme saillie de

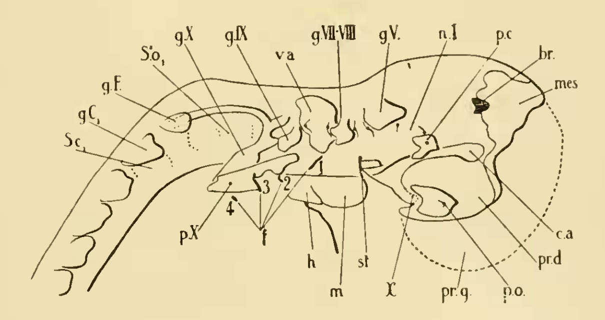


FIG. V. — Embryon monstrueux. Appareil neural et placodes épibranchiales droites (gr. 12,5).

br.	= brides amniotiques.	*p. c.*	= placode cristallinienne.
c. a.	= courbure apicale.	*p. o.*	= placode olfactive.
f. (1 à 4)	= fentes branchiales.	*pr. d.*	= paroi droite du prosencéphale.
g. (V à X)	= ganglions craniens.	*pr. g.*	= paroi gauche du prosencéphale.
g. C1.	= 1er ganglion cervical.	*S. c1*	= 1er somite cervical.
g. F.	= ganglion de Froriep.	*S. o1.*	= 1er somite occipital.
h.	= arc hyoïde.	*st.*	= angle du stoméum.
m.	= arc mandibulaire.	*x.*	= orifice faisant communiquer l'infundibulum et le stoméum.
mes.	= mésencéphale.		
n. I	= 1er neuromère.	*v. a.*	= vésicule auditive.
p. X	= placode épibranchiale.		

l'arc hyoïde. La troisième fente (*3 f.*) est orientée transversalement et s'ouvre directement sur la surface latérale de l'embryon. La quatrième fente (*4 f.*), enfin, largement dessinée, mais aveugle, n'entre pas en contact avec l'épiderme. Ni à droite, ni à gauche on ne retrouve d'ébauche des cinquièmes poches branchiales.

Au-dessous de la région branchiale, le pharynx se rétrécit et se bifurque normalement en trachée (T.) et œsophage (O.). La déformation de la région céphalique s'atténue du côté pharyn-

gien au niveau des quatrièmes poches, qui sont déjà presque symétriques.

Du côté ectodermien, les **placodes ganglionnaires** sont moins fortement modelées que chez l'embryon normal. Les affleurements ganglionnaires ont leurs rapports habituels : celui du pneumogastrique au-dessus des troisième et quatrième fossettes branchiales, celui du glosso-pharyngien en arrière de la deuxième, et celui de l'acoustico-facial à l'angle dorsal de la première fente. Mais les épaississements épithéliaux correspondants sont irréguliers et asymétriques entre le côté gauche et le côté droit.

A gauche (fig. IV), la placode de la Xe paire est une large surface épithéliale sur le bord antérieur de laquelle est creusée la troisième fente. Une fossette très nette (*p.* X), à mi-distance entre les troisième et quatrième poches branchiales, marque l'affleurement du ganglion. Du même côté, la placode de la IXe paire fait défaut. La placode acoustico-faciale (*p* VII) est une surface épithéliale indépendante, creusée en fossette au point de contact du ganglion et située au-dessus et un peu en arrière de l'ouverture de la première fente.

A droite (fig. V), les deux placodes du pneumogastrique et du glosso-pharyngien sont fusionnées en une longue nappe épithéliale (*s. b.*) qui s'étend au-dessus des deuxième et troisième fentes branchiales. L'affleurement du pneumogastrique a provoqué la formation d'une fossette (*p.* X) située presque au-dessus de la quatrième poche. Le contact du glosso-pharyngien n'est pas marqué sur la surface de la placode. Ni d'un côté, ni de l'autre les placodes des pneumogastriques ne dessinent la série d'ondulations caractéristiques de leur développement chez l'embryon normal (voir p. 254). La placode du complexe VII-VIII n'existe pas.

Ainsi, d'une part deux placodes font défaut, celle du glosso-pharyngien à gauche et celle de l'acoustico-facial à droite, et d'autre part le modelage et l'étendue des placodes existantes sont moindres. Ceci est à rapprocher du fait que les placodes cristalliniennes et olfactives sont aussi indépendantes par défaut

de la nappe épithéliale qui les réunit chez l'embryon normal. Il est difficile de dire s'il faut interpréter ces faits comme une dissociation des placodes chez un embryon qui serait déjà plus modelé ou comme une aplasie partielle à la suite de la malformation.

4. *Cœur et arcs aortiques.* (Pl. 10, fig. 10 et texte fig, VI).

L'appareil cardiaque est tout aussi mal formé que le pharynx. Le cœur est extérieurement subdivisé en oreillettes et ventricules, mais les rapports respectifs de ces diverses parties sont complètement anormaux. On a nettement l'impression qu'à droite le sinus veineux a été tiré en arrière et en haut et que la torsion du cœur en a été partiellement modifiée ; en même temps, il s'est produit un léger degré de dextrocardie, corrigée en partie par les autres malformations du cœur.

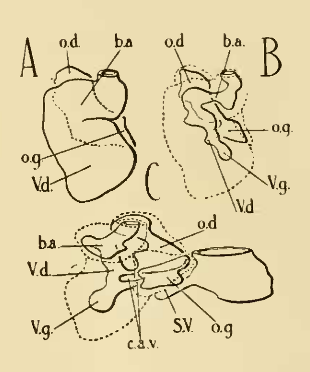


Fig. VI. — Embryon monstrueux. A cœur. B endocarde vu de face. C endocarde vu de profil (gr. 15).

b. a. = bulbe artériel.
c. a. v. = canaux auriculo-ventriculaires.
o. d. = oreillette droite.
o. g. = oreillette gauche.
S. V. = sinus veineux.
V. d. = ventricule droit.
V. g. = ventricule gauche.

Sur la face ventrale, chez l'embryon normal, le bulbe artériel (*b. a.*) est un large canal, presque rectiligne, dirigé obliquement de bas en haut et légèrement de droite à gauche; il est enchâssé entre la large oreillette droite et la petite oreillette gauche (fig. III, page 255). Chez l'embryon monstrueux, par contre, le bulbe artériel dessine une large voussure transversale, représentant la partie moyenne d'une S renversée, dont l'anse craniale se divise à gauche en arcs aortiques, tandis que l'anse caudale s'allonge sur la face droite du cœur pour s'ouvrir dans les ventricules. Ceux-ci forment une grosse masse charnue, creusée d'un canal très exigu, présentant deux renflements superposés, les ébauches des cavités ventriculaires (*V. d.*, *V. g.*). L'orientation est telle que le bulbe artériel paraît

se détacher exclusivement du ventricule droit, tandis qu'au-dessous de lui le ventricule gauche forme un coecum dans la musculature de la pointe du cœur.

Les petites cavités ventriculaires communiquent avec les oreillettes par deux longs et fins canaux auriculo-ventriculaires (*c. a. v.*) dirigés presque horizontalement et situés l'un au-dessus de l'autre, comme les ventricules, du reste.

Les oreillettes, très inégales, ne sont visibles que sur la face dorsale du cœur ; en avant, le bulbe artériel les cache presque complètement. L'oreillette gauche (*o. g.*), très petite, est située en arrière et au-dessous de l'extrémité craniale du bulbe artériel. L'oreillette droite (*o. d.*), trois fois plus volumineuse, est placée au-dessus des ventricules, dans la concavité de l'anse artérielle. Sa cavité est très irrégulière et anfractueuse ; elle se prolonge ventralement par le canal auriculo-ventriculaire droit et reçoit dorsalement l'extrémité droite du sinus veineux (*S. V.*).

Celui-ci est une sorte de canal placé très obliquement sur la face dorsale du cœur. Son extrémité gauche est beaucoup plus caudale que la droite ; elle se prolonge et s'élargit pour former la petite oreillette gauche à la base de laquelle débouchent côte à côte le canal de Cuvier et le canal auriculo-ventriculaire gauche. Son extrémité droite reçoit le canal de Cuvier droit et la veine cave inférieure ; elle s'ouvre à l'angle dorso-caudal de l'oreillette droite.

Chez l'embryon normal, le sinus veineux et les veines qu'il collecte forment un sac transversal. Ici, ces mêmes organes dessinent un tube presque vertical ; l'oreillette gauche est placée beaucoup plus bas que la droite, par suite, semble-t-il, de l'étirement en haut et en arrière, qu'a subi le canal de Cuvier droit et par son intermédiaire le sinus veineux.

Un dernier fait à signaler est la disproportion qui existe entre les parois et les cavités du cœur. Extérieurement, l'organe a presque le même volume que le cœur de l'embryon normal, mais intérieurement les quatre cavités sont beaucoup plus petites. Il paraît y avoir eu à la fois déformation du cœur tout

entier et arrêt du modelage de l'endocarde. Seul, un arrêt dans le modelage peut aussi expliquer l'ouverture du sinus veineux (et indirectement celle du canal de CUVIER gauche) dans l'oreillette gauche. C'est là, semble-t-il, un reliquat de l'époque où le sinus veineux se déversait largement dans une cavité auriculaire commune. Les oreillettes se sont cloisonnées sans que le sinus veineux ait perdu ses connexions avec la partie gauche du cœur. L'arrêt de modelage est encore marqué par la comparaison de la forme générale du cœur, soit avec l'embryon normal, soit avec les embryons d'autres espèces. Le cœur de l'embryon monstrueux rappelle par la position du bulbe artériel, comme par les rapports du sinus veineux, l'image fournie par le cœur de l'embryon humain de 2mm,5. [N.T.[1] n° 7] décrit par THOMPSON (9), c'est-à-dire un stade infiniment plus jeune. Nous reviendrons plus loin sur cette comparaison (page 299).

Quand aux arcs aortiques (*b. a.* 3, 4, 6) et à leurs rameaux collatéraux, leur répartition est la même que chez l'embryon de Mouton normal décrit auparavant ; seule leur position relative est changée par la déformation de la région branchiale droite. On a successivement, d'avant en arrière, le rameau de la carotide externe (*c. e.*), les 3e, 4e et 6e arcs aortiques; ce dernier, réduit à sa partie dorsale à droite, forme un arc complet à gauche. Les aortes primitives (*a. p.*) d'une part se prolongent du côté céphalique par les rameaux des carotides internes (*c. i.*) et d'autre part fusionnent en une aorte dorsale (*a. d.*) au niveau des 6e segments cervicaux.

Comme toute la région branchiale, les arcs aortiques sont plus resserrés à droite qu'à gauche et leur position est beaucoup plus dorsale.

En résumé, il s'agit d'un embryon monstrueux qui, comme anatomie, correspond grossièrement à son frère l'embryon normal, que nous avons décrit plus haut ; tout au plus est-il un peu plus volumineux.

[1] N. T. = Normentafeln (7, VIII).

Ses normes caractéristiques sont les suivantes.

1. Longueur : frais $7^{mm},8$; après reconstruction $6^{mm},2$.

2. Forme extérieure : embryon incomplètement enroulé en spirale, recourbé en U.

3. Appareil nerveux : canal cérébro-médullaire clos à son extrémité caudale, largement ouvert sur toute l'étendue du prosencéphale (encephaloschisis) ; vésicule cérébrale antérieure profondément déformée ; neuromères rhombencéphaliques ; toit de la fosse rhomboïdale très aminci ; ganglions spinaux et ganglions craniens complets ; placodes ganglionnaires, à gauche du facial et du pneumogastrique, à droite du glosso-pharyngien et du pneumogastrique.

4. Appareil visuel : placodes cristalliniennes enchâssées dans les cupules rétiniennes, sans intercalation de mésoderme ; asymétrie des ébauches oculaires.

5. Appareil auditif : vésicules auditives complètement détachées de l'ectoderme.

6. Appareil olfactif : placodes olfactives encore planes, asymétriques.

7. Stomeum et hypophyse : cavité buccale primitive formant un large espace rhomboïdal ; large diverticule hypophysaire, dont la paroi antérieure est fissurée ; communication entre les cavités stoméale et cérébrale.

8. Appareils branchial et pulmonaire : 4 poches branchiales pharyngiennes dont 3 soudées à l'ectoderme ; les 2 premières poches ouvertes extérieurement ; toute la région branchiale profondément déformée à droite ; thyroïde médiane diverticulaire ; trachée et ébauches des deux poumons.

9. Corde dorsale : libre sur toute sa longueur, son extrémité craniale en connexion avec le pharynx.

10. Appareil digestif et glandes annexes : estomac fusiforme, orienté dans le plan médian ; anse intestinale primitive ; pas de traces du pédicule vitellin ; foie trabéculaire ; bourgeons pancréatiques.

11. Appareil vasculaire : cœur gravement déformé ; bulbe artériel transversal ; oreillettes superposées, cavités très

étroites, etc. ; extérieurement le cœur rappelle comme disposition le modèle 2 des reconstructions de Born (embryon de Lapin de 4^{mm}) ou mieux le cœur de l'embryon humain de Meyer-Thompson (embryon de 2^{mm},5 de long ; N. T., n° 7) ; intérieurement structure spéciale ; 3e et 4e arcs aortiques complets ; 6e arc complet à gauche, incomplet à droite ; aortes primitives fusionnées en aorte dorsale.

12. Membres : membres céphaliques très nets sous forme de bourgeons arrondis ; membres caudaux à peine indiqués par une voussure.

III. Discussion et comparaisons.

1. *Embryon humain de Bremer.*

Nous avons cherché dans la littérature tératologique une observation semblable à celle que nous décrivons. Parmi les nombreuses fissurations cérébrales primaires ou secondaires qui ont été décrites, nous n'avons pu retrouver qu'un seul cas se rapportant à un stade aussi jeune que le nôtre et pouvant être mis en parallèle avec lui. Le seul embryon comparable à notre embryon de Mouton anormal, de 7^{mm},8 de longueur, est un embryon humain, de 4^{mm} de longueur, décrit par Bremer[1] et présentant la persistance d'un large neuropore céphalique. Cet auteur ne considère pas cette persistance de l'ouverture cérébrale comme anormale, ce que nous allons cependant essayer de démontrer. Au contraire, Bremer insiste à plusieurs reprises sur le bon état de conservation et le caractère normal de cet embryon.

Quant à leur morphologie générale, l'embryon humain de Bremer et notre embryon de Mouton monstrueux sont tous deux caractérisés par un enroulement spiral insuffisant. Chez tous deux, il y a accentuation de la courbure nucale et aplatis-

[1] Rappelons ici que dans nos *Courbes embryotectoniques* nous avons déjà discuté brièvement l'allure générale de l'embryon Bremer et l'avons rangé parmi les formes anormales. Bujard (3), p. 30.

sement ou même creusement de la région rhombencéphalique. Chez tous deux encore, la région caudale est anormalement modelée, surtout chez l'embryon Bremer, dont la queue est à peine enroulée. De plus, les membres postérieurs lui font encore totalement défaut, alors qu'ils sont déjà nettement indiqués chez tous les embryons humains de même stade.

Chez l'embryon Bremer, comme chez le nôtre, la malformation principale consiste en un encéphaloschisis localisé au cerveau antérieur, véritable arrêt de développement avec persistance du neuropore céphalique, ou tout au moins d'une ouverture qui lui est analogue. Chez tous deux, cette fissuration cérébrale s'est faite en trois parties : 1° un large orifice principal, occupant toute la région prosencéphalique, orifice dont les bords neuraux sont ourlés en dehors et se continuent avec l'ectoderme cutané; 2° un deuxième orifice, beaucoup plus petit, de caractères semblables, et situé plus dorsalement, c'est-à-dire chez l'embryon Bremer dans la partie postérieure du cerveau antérieur et chez notre embryon de Mouton dans la partie antérieure du cerveau moyen ; 3° un troisième orifice, plus singulier par sa position, situé chez les deux embryons sur le bord ventral du prosencéphale et faisant communiquer plus ou moins largement la cavité cérébrale avec le stomeum. Au niveau de cet orifice, percé immédiatement en avant du diverticule hypophysaire, l'ectoderme neural est en continuité directe avec l'ectoderme stomeal. Ce qui diffère, chez les deux embryons, c'est le degré d'anomalie cérébrale. Chez notre embryon de Mouton monstrueux, plus développé du reste, la malformation cérébrale primitive s'est compliquée à droite d'un renversement en dehors de la paroi mésencéphalique et d'un défaut de croissance, sorte d'hypoplasie de la paroi prosencéphalique.

Une autre différence réside dans le nombre des ganglions craniens. Chez notre embryon, les ganglions cérébraux sont tous présents, comme normalement, mais un peu déviés de leur position. Chez l'embryon Bremer, par contre, les ganglions craniens sont nettement en retard dans leur développement. Cet embryon mesure 4^{mm} de longueur et ne présente cependant

que deux ganglions (le ganglion trijumeau et le ganglion acoustico-facial), comme l'embryon Meyer-Thompson (N. T., n° 7) plus jeune et mesurant 2mm,5 seulement. Or l'embryon Broman (N. T., n° 17) ayant 3mm de longueur, et les embryons de même stade, possèdent la série complète des ganglions cérébraux (Ve, VIIe-VIIIe, IXe et Xe nerfs craniens). Dans le même ordre de faits, on pourrait noter que chez l'embryon Bremer la vésicule auditive est encore unie à la surface cutanée par un tractus épidermique.

D'autre part, chez l'embryon Bremer la région pharyngienne et branchiale paraît régulièrement développée, pour autant que cela ressort des descriptions de l'auteur. Chez notre embryon, cette même région est déformée parallèlement à la malformation cérébrale. Cette différence peut être due simplement au fait que notre embryon monstrueux est plus âgé et que les malformations ont eu le temps de retentir déjà sur une plus grande région, et d'y provoquer de nombreux vices secondaires du développement.

Quant au cœur de l'embryon Bremer, son anatomie comme sa structure sont semblables à celles du cœur de notre embryon de Mouton normal. Le bulbe artériel est orienté verticalement; le ventricule unique forme la pointe du cœur à gauche; les deux oreillettes, très inégales de volume, communiquent encore largement; le sinus veineux, sacciforme, s'ouvre dans l'oreillette droite (par deux orifices au lieu d'un seul normalement). Le seul point à noter est la position relative des oreillettes. L'oreillette gauche, très petite, est située presque au-dessus du ventricule, tandis que l'oreillette droite, très large, s'étale en arrière et au-dessous. Les deux oreillettes sont ainsi plus ou moins superposées, comme chez notre embryon de Mouton monstrueux, au lieu d'être juxtaposées comme d'habitude.

Il résulte de ces divers caractères, défaut d'enroulement, persistance d'un large neuropore, absence partielle de ganglions craniens, que l'embryon Bremer doit être regardé comme anormal. Ses ressemblances comme ses dissemblances avec notre embryon de Mouton monstrueux en font un cas d'encéphaloschisis, à un stade plus jeune encore

que le nôtre et à un degré de malformation un peu moindre, comme si la cause malformante avait cessé d'agir plus tôt. Rien, dans le mémoire de BREMER, ne nous permet de rechercher cette cause. L'auteur ne nous dit ni l'origine de son embryon, ni l'état des enveloppes. Nous discuterons plus loin le mécanisme qui a engendré l'encéphaloschisis de notre embryon de Mouton.

2. *Rapports embryotectoniques.*

Au point de vue embryotectonique, nos deux embryons de Mouton, normal ou anormal, présentent une série de faits des plus intéressants pour le modelage céphalique.

Nous avons démontré ailleurs (BUJARD, 3) que l'embryon humain tend à réaliser, au cours de son développement, une série de courbures géométriques, que nous avons nommées courbes embryotectoniques, et qui sont «l'expression du développement moyen de l'embryon — la traduction graphique des rapports proportionnels existant entre les diverses parties de l'embryon — qui nous renseignent sur le mécanisme du développement dont elles sont les schémas ».

La comparaison de ces courbes entre elles permet de diviser les premiers stades du développement humain en plusieurs périodes ou phases.

L'embryon de Mouton normal, qui nous a servi d'étalon, correspond comme stade aux embryons humains de la troisième période du développement ; ces embryons, de 4-7mm de longueur, sont caractérisés par une spire céphalique secondaire, déjà propagée à la moitié antérieure du corps[1]

Avant toute étude géométrique, il est à remarquer que l'embryon a été très peu déformé par la technique (fixation, inclusion et reconstruction), comme en témoigne la comparaison avec le croquis à la chambre claire qui en avait été levé à l'état frais (fig. VII). Il faut signaler seulement une assez forte rétraction qui s'est produite régulièrement dans tous les diamètres (lon-

[1] BUJARD (3), p. 57 ss.

gueur à l'état frais : 7^{mm} ; longueur mesurée sur les reconstructions plastiques et graphiques : 5^{mm}, 5).

Comme chez l'embryon humain, la queue est inscrite dans un cercle caudal, dont le centre *A* est situé dans l'angle formé par l'allantoïde et le mésenteron. (Pl. 10, fig. 7). La ligne passant par ce point *A* et le sinus veineux *S. V.* constitue ce que nous avons appelé l'axe II de l'embryon (fig. VII), tandis que la ligne passant par ce même point *A*, et le centre de la

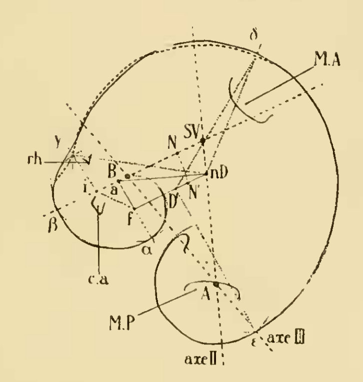


Fig. VII. — Embryon normal.
Courbes embryotectoniques (gr. 6).

Trait continu : croquis d'après les reconstructions.
Trait discontinu : croquis original.

A.	= centre du cercle caudal.	*M. A.*	= membre antérieur.
a.	= centre du cercle apical (αβ).	*M. P.*	= membre postérieur.
B.	= point buccal.	*N* et *N'.*	= centres neuromériques.
c. a.	= courbure apicale.	*nD.*	= centre de l'arc nuco-dorsal (γδ).
D'.	= centre de l'arc dorsal (δε).	*rh.*	= angle du rhombencéphale.
f.	= centre de l'arc frontal (Bα).	*SV.*	= sinus veineux du cœur.
i.	= centre de l'arc intermédiaire (βγ).		

fissure stoméale (*B*) forme l'axe III[1]. L'angle α de 34°, compris entre les deux axes, mesure l'enroulement céphalique.

La courbure dorsale est composée de deux arcs de cercle, de valeur très inégale. Le premier, arc dorso-caudal (δε) (centre D'), est un arc de grand rayon. Le second, arc dorso-céphalique (γδ) (centre *n D,* situé sur l'axe II), de rayon plus court, se confond en avant avec l'arc nucal de la spire céphalique. Le rapport

[1] Bujard, p. 3, fig. 1.

des deux rayons des arcs dorsaux est approximativement de 6 à 7.

La spire céphalique se décompose en trois arcs principaux qui sont, en allant du stomeum vers la nuque : un arc frontal $B\alpha$ de 180° environ (centre f) ; un arc apical $(\alpha\beta)$ de 95° environ, dont le centre (a) est dans le voisinage immédiat au point stoméal B ; un arc nucal, qui se continue directement avec l'arc dorso-céphalique, en un arc nuco-cervical $(\gamma\delta)$ de 105° environ ; les centres nucal et dorsal sont confondus $(n\ D)$.

Le rapport des rayons de ces trois arcs tend à la formule : $R_f : R_a : R_n = 1 : 2 : 4$; c'est-à-dire la progression géométrique que nous avons retrouvée en général chez l'embryon humain de ce stade. Cependant, la spire céphalique se complique ici, d'un quatrième arc, arc intermédiaire $(\beta\gamma)$, de 80° environ, entre les arcs apical et nucal, et dessinant la première partie de l'ensellure rhombencéphalique. Ce petit arc, de rayon relativement court (centre i.) modifie le rapport formulé ci-dessus de la façon que voici : $R_f : R_a : R_i : R_n := 1 : 2 : \frac{2}{3} : 4$.

La position respective des centres, soit entre eux, soit vis-à-vis du point stoméal B, diversifie encore plus cette spire de l'embryon de Mouton de celle de la tête de l'embryon humain. Cette disposition des centres est assez différente de celle que nous avons observée chez l'homme. Chez l'embryon PIPER par exemple, dont la spire céphalique rappelle le mieux celle de notre embryon de Mouton, les trois points f, a et n, sont les angles d'un triangle isocèle dont B est approximativement le centre ; chez notre embryon, ces trois mêmes points sont les sommets d'un triangle dont l'angle f est presque rectangle, et qui ne comprend pas B dans son polygone [1].

En résumé, il y a donc de grandes analogies dans la construction générale de la tête des embryons de Mouton et de l'homme, mais il n'y a pas identité absolue.

Ces données générales étant établies, nous détaillerons plus

[1] BUJARD (3), fig. 31, p. 64.

étroitement les rapports topographiques de la tête et surtout les rapports existants entre les fentes branchiales et les neuromères.

Nous avons décrit plus haut huit neuromères rhombencéphaliques, auxquels sont appendus les ganglions craniens dans l'ordre habituel (voir Tableau I ci-dessous, p. 285), et quatre fentes branchiales. Les rapports entre ces deux séries orga-

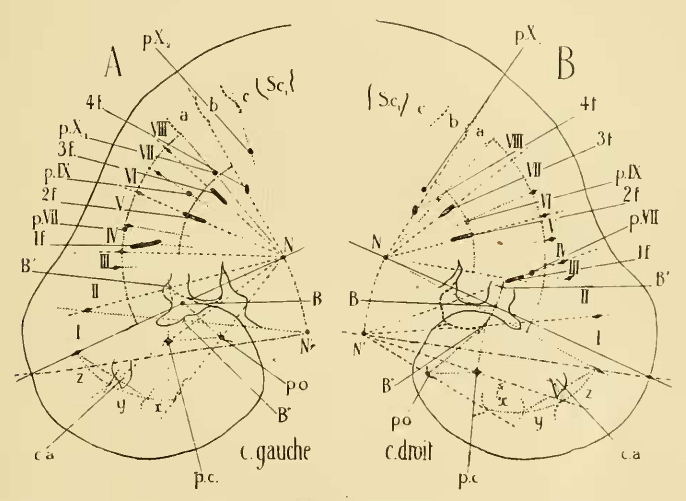


Fig. VIII. — Embryon normal. Rapports embryotectoniques de la tête (gr. 15).

1 à 4 *f*	= fentes branchiales.	*N* et *N'*	= centres neuromériques.
I à VIII	= neuromères.	*p* (VII à X2)	= placodes épibranchiales.
a. b. c.	= somites occipitaux.	*p. c.*	= placodes cristalliniennes.
B.	= point buccal.	*p. o.*	= placodes olfactives.
B' et *B''*	= angles gauche et droit du stoméum.	*S. c1.*	= 1er somite cervical.
c. a.	= courbure apicale.	*x, y, z.*	= segments préneuromériques.

niques sont les suivants (fig. VIII) : la 4e fente branchiale est en regard du sillon séparant les deux premiers somites occipitaux (*a* et *b*) ; la 3e fente branchiale est vis-à-vis du sillon délimitant les VIIe et VIIIe neuromères ; la 2e fente branchiale est en face du sillon creusé entre le Ve et VIe neuromères ; enfin, la 1re fente branchiale, moins exactement placée, répond approximativement au sillon situé entre les IIIe et IVe neuromères.

Ce sont là les mêmes rapports topographiques que ceux qui sont réalisés chez l'embryon humain à partir du stade de l'embryon INGALLS (N. T. 13, long. 4mm,9) et sur lesquels nous avons déjà insisté dans une note préliminaire[1].

La série des neuromères I-VIII et celle des fentes branchiales (1-4 *f*) peuvent être projetées sur deux arcs de cercles concentriques (fig. VIII) ayant tous deux leur centre au point N, situé aux deux tiers de la ligne unissant le point buccal B au sinus veineux S.V. (voir aussi fig. VII et Pl. 10, fig. 7). L'arc neuromérique mesure 76° en moyenne entre les deux faces; l'arc branchiomérique mesure 59° à gauche, 67° à droite, différence explicable par la torsion spirale de la tête sur la gauche. Chaque branchiomère correspond donc en moyenne à un angle de 20-22°. L'ouverture angulaire de ces deux arcs neuromérique et branchiomérique est légèrement plus large que celle observée chez l'embryon humain N. T. 13 (arc neuromérique 69°, arc branchiomérique 54°). L'embryon de Mouton confirme donc nos conclusions précédentes, entre autres que chez les Mammifères chaque arc branchial équivaut angulairement à deux neuromères.

D'autres coïncidences, plus curieuses encore, s'observent chez ce même embryon de Mouton (fig. VIII).

A gauche, le prolongement de la ligne unissant l'angle stoméal B' avec le point N (centre neuromérique et branchiomérique) passe par le sillon délimitant les Ier et IIe neuromères; ceci paraît signifier que l'arc mandibulaire est équivalent aux arcs branchiaux (branchiomères) et équivaut comme eux, angulairement, à deux neuromères.

Il en est de même pour le bourgeon maxillaire supérieur. En effet, nous avons décrit la voussure de celui-ci entre l'angle buccal (B') et la fossette cristallinienne (*p. c.*). Or, la ligne passant par le point N et le centre de cette fossette coupe la courbure apicale et divise le mésencéphale en deux parties, dont

[1] BUJARD (4), p. 161.

chacune a la valeur angulaire d'un neuromère, soit 10° environ ; c'est-à-dire que cette ligne paraît correspondre à l'intervalle séparatif des deux segments préneuromériques (*y. z.*), qui s'effacent très tôt chez l'embryon des Mammifères, comme nous essayons de le démontrer ailleurs pour l'embryon humain [1]. Ces deux segments appartiendraient au mésencéphale et la courbure apicale se ferait au niveau du premier d'entre eux (embryons humains, embryon de Mouton décrit ci-dessus). L'angle maxillaire mesure 20° ; le bourgeon maxillaire supérieur a donc la même valeur angulaire moyenne que chaque arc branchial ou que la région mandibulaire. Il résulterait de tout ceci que le bourgeon maxillaire supérieur équivaut aussi, angulairement, à deux segments céphaliques primitifs (1er neuromère et 2e segment mésencéphalique *z*).

Enfin, la ligne passant par le centre de la placode olfactive (*p. o.*) et le point N, passe aussi par le sillon séparant la voussure hémisphérique du reste du prosencéphale. C'est à se demander si la région nasale ne correspondrait pas, elle aussi, à deux segments céphaliques, le premier segment du mésencéphale (*y*), comme nous avons pu le repérer chez l'homme, et un segment plus antérieur encore (*x*), diencéphalique, dont le modelage des hémisphères ferait réapparaître les traces.

A droite, la topographie est un peu différente, quoique parfaitement équivalente. Par suite de la torsion spirale de la tête sur la gauche, la face droite est un peu plus étalée. Tandis que les trois dernières fentes branchiales ont des rapports identiques à ceux du côté gauche, la 1re fente, l'angle buccal, la fossette cristallinienne et la placode olfactive sont reportés un peu plus en avant.

Les trois dernières fentes branchiales (2-4 *f*) convergent, comme à gauche, vers le point N, centre neuromérique et bran-

[1] Le mémoire, où nous étudions la segmentation céphalique de l'embryon humain et les glissements tectoniques de sa tête, n'a pas encore paru par suite des événements. Il devait être communiqué à la 16e réunion de l'Association des Anatomistes à Lyon, les 2-5 août 1914. Nous l'avons incomplètement résumé dans une note préliminaire : BUJARD (4).

chiomérique. Par contre, la ligne passant par la 1[re] fente branchiale (1 f) et l'intervalle neuromérique III-IV coupe en un second point N′ la projection circulaire du centre branchiomérique N.

Si l'on fait converger vers ce même point N′ les lignes passant par l'angle stoméal (B″), le cristallin (*p. c.*) et la placode olfactive (*p. o.*), on retrouve les mêmes coïncidences à droite qu'à gauche : l'angle buccal (B″) correspond au sillon séparant les I[er] et II[e] neuromères ; le cristallin (*p. c.*) est en regard de l'intervalle théorique des deux segments mésencéphaliques ; la placode olfactive (*p. o.*), enfin, est vis-à-vis de la limite de la voussure hémisphérique.

Les rapports sont ainsi les mêmes à droite et à gauche. L'arc mandibulaire équivaut, comme les arcs branchiaux, à deux neuromères. Le bourgeon maxillaire supérieur équivaut de même à deux segments céphaliques (le 1[er] neuromère rhombencéphalique et le 2[e] segment mésencéphalique β.).

La seule nuance notable entre les côtés droit et gauche est qu'à gauche la convergence segmentaire se fait vers deux centres coordonnés, dissociation due à l'extension de cette face par la torsion de la tête.

Dans la région branchiale, les placodes ganglionnaires ont, avec les neuromères, des rapports non moins intéressants.

A gauche, le pneumogastrique possède deux fossettes d'affleurement qui coïncident, angulairement, l'une (*p.* X_2) avec l'intervalle des deux derniers somites occipitaux (*b.* et *c.*), l'autre (*p.* X_1) avec la strie séparant le dernier neuromère (VIII) du premier segment occipital (*a.*). Le glosso-pharyngien (*p.* IX) touche à l'ectoderme, en face du sillon creusé entre les VI[e] et VII[e] neuromères, et l'acoustico-facial (p. VII), vis-à-vis de la limite entre les IV[e] et V[e] segments nerveux.

A droite, la régularité des rapports est moins parfaite. La première fossette pneumogastrique (*p.* X_1) est située en face du sillon entre le VIII[e] neuromère et le premier somite occipital. Le glosso-pharyngien (*p.* IX) affleure au niveau de l'intervalle neuromérique VI[e]-VII[e], mais la fossette acoustico-faciale

(*p.* VII) se trouve sur la même ligne que la première fente branchiale et la limite des neuromères IIIe et IVe.

La répartition des fossettes ganglionnaires au même niveau que l'angle dorsal des fentes branchiales correspond, chez le Mouton, à la série épibranchiale des placodes qui ont été décrites chez de nombreux Vertébrés : chez l'Ammocète, par Kupfer ; chez les Selaciens, par Froriep ; chez les Anoures, par Brachet, etc. ; et chez les Mammifères : embryons de Bœuf de 6-12^{mm}, par Froriep (6) ; embryons humains de 7-10^{mm}, par Streeter, par Kingsbury (8) ; etc. Toutefois, les auteurs établissent en général, entre chaque fente et sa placode, des relations plus intimes que celles que nous signalons. Les placodes seraient, chez les Mammifères tout au moins, placées immédiatement à l'angle dorsal de chaque fente branchiale, tandis que nos reconstructions les reportent un peu plus en arrière, souvent à mi-distance entre deux fentes successives. Cette divergence est plus apparente que réelle. Elle paraît due à un repérage insuffisant de la fossette qui marque chaque placode ; dans nos premières reconstructions plastiques, nous n'avions pas échappé à cette erreur [1]. Cependant, si l'on s'en réfère non pas seulement au texte, mais surtout aux figures des auteurs, on s'aperçoit que Froriep (6), qui a le mieux dessiné les placodes des Mammifères, représente chez l'embryon de Bœuf de 8^{mm},8 une disposition identique à la nôtre (comparer avec fig. 2, pl. I) : la placode du facial est située immédiatement en arrière de l'angle dorsal de la 1re fente branchiale ; la placode du glosso-pharyngien a une position nettement interbranchiale, entre les 2e et 3e fentes ; la large placode du vague s'étale du milieu du 4e arc jusqu'au milieu du 5e. En outre, chez l'embryon de 8^{mm},7 (fig. 1, pl. I), cette même placode, plus large encore, dessine deux ondulations correspondant à chacun des 4e et 5e arcs. De même, Kingsbury (8) écrit que, chez l'homme, les placodes sont situées en arrière des fentes branchiales sans en spécifier exactement la position par des reconstructions. Mais, d'autre part, ses dessins de coupes à travers la

[1] Bujard (2), p. 208.

région branchiale rappellent d'une façon frappante les images que nous avons observées sur nos embryons [1].

En résumé, les diverses placodes épibranchiales de l'embryon de Mouton sont situées, comme nous le disions plus haut, au milieu même de chaque arc branchial, en arrière de leur fente correspondante. Les rapports plus étroits qui existent entre les placodes du facial et la 1re fente sont dus à la croissance énorme de l'arc mandibulaire, qui a refoulé l'orifice cutané de la 1re fente dans le sens caudal. Nous avons vu, en effet, que la 1re fente ne coïncide qu'approximativement avec le sillon creusé entre les IIIe et IVe neuromères.

Malgré cette dernière divergence, il ressort de la topographie de toutes les autres placodes, que leur répartition segmentaire est régulièrement alternée avec celle des fentes branchiales. Cette alternance nous induit à une nouvelle hypothèse: l a s e g m e n t a t i o n p r i m i t i v e d e l a t ê t e a é t é m a r q u é e s u r l a s u r f a c e e c t o d e r m i e n n e p a r u n e s é r i e d e s i l l o n s, c o r r e s p o n d a n t a u x i n t e r v a l l e s n e u r o m é r i q u e s. De ces fossettes, les unes ont évolué en poches branchiales, les autres en placodes ganglionnaires, et ceci alternativement. Chaque arc branchial correspondant à deux neuromères, et portant une placode ganglionnaire, équivaudrait à deux segments primitifs, dont la placode marquerait encore la limite.

Nous avons dit ailleurs [2] que les connexions entre placodes et ganglions étaient secondaires. Elles ne s'effectuent qu'après

[1] Il est à noter que le repérage des placodes, par rapport aux fentes branchiales, peut donner des images très diverses, selon que l'on projette sur la reconstruction graphique l'orifice pharyngien ou l'orifice cutané du conduit pharyngo-branchial, dirigé obliquement de dehors en dedans et d'avant en arrière. L'étude graphique de la tête de l'embryon, que nous poursuivons depuis quelques années, nous a démontré que seuls les orifices (ou fossettes) cutanés des fentes branchiales étaient utilisables pour nos systématisations et que l'obliquité des conduits pharyngo-branchiaux était due aux glissements tectoniques, qui ont entraîné en avant le canal cérébro-spinal et avec lui l'ectoderme superficiel, tandis que le pharynx progressait plus lentement, mais dans le même sens.

[2] BUJARD, 4, p. 161.

l'achèvement des glissements embryotectoniques, qui réalisent la mise en place des organes de la tête.

Le tableau I, ci-dessous, résume la topographie céphalique de l'embryon de Mouton normal de 7mm.

TABLEAU I

Rapports céphaliques de l'embryon de Mouton normal de 7mm.

Vésicules cérébrales	Segm. céph.	Neurom. et somites	Branchiomères et placodes	
Prosencéphale	télencéphale		placode olfactive	
	......	......		
	diencéphale			
Mésencéphale	1	*y*	placode cristallin.	
	......	....		bourgeon maxillaire supérieur
	2	*z*		
Rhombencéphale	3	I	angle stoméal	
	4	II	ganglion Ve p.	arc mandibulaire [1er arc branchial]
			....	
	5	III		
			1e fente branchiale	
	6	IV	ganglion VIIe-VIIIe p.	arc hyoïde [2e arc branchial]
	7	V	*placode de la VIIe p.* VÉSICULE AUDITIVE	
			2e fente branchiale	
	8	VI	ganglion IXe p. *placode de la IXe p.*	3e arc branchial
	9	VII	ganglion Xe p.	
			3e fente branchiale	
	10	VIII	racine Xe, XIe p. *1e placode de la Xe p.*	4e arc branchial
Région occipitale (Somites)	A	A		
			4e fente branchiale	
	B	B	*2e placode de la Xe p.*	5e arc branchial
	C	C		

L'embryon monstrueux a des caractères embryotectoniques (fig. IX) un peu différents. De plus, cet embryon a été passablement déformé par la technique. Les deux branches de l'U se sont resserrées, par une sorte de projection en avant de la partie caudale (A. a été transporté en A'.). D'autre part, une assez forte rétraction s'est produite plus ou moins également dans tous les diamètres (longueur à l'état frais : 7mm,8; longueur mesurée sur les reconstructions plastiques et graphiques : 6mm,2).

Cet embryon monstrueux ne réalise que très imparfaitement les courbures caractéristiques du stade normal correspondant. La queue est inscrite, pour sa plus grande partie, dans un cercle caudal, de centre A, mais le crochet terminal s'en échappe. L'angle z, compris entre ce que nous avons appelé l'axe II (ligne passant par le point A ou A' et le sinus veineux S.V.) et l'axe III (ligne passant par le même centre A ou A' et le point stoméal B) de l'embryon, mesure 35°, c'est-à-dire approximativement la même quantité que chez l'embryon normal (34°).

Par contre, les courbures dorsales et nucales sont dissociées en une série d'arcs irréguliers ne constituant pas une spire véritable. Le principal de ces arcs est l'arc dorso-cervical ($\partial\varepsilon$) dont le rayon est sensiblement égal à celui de l'arc correspondant chez l'embryon normal et dont le centre D a été légèrement déplacé en D' par la déformation que l'embryon a subie pendant les manipulations techniques.

La spire céphalique est encore plus imparfaite. On ne retrouve qu'un arc frontal ($B\alpha$) de 150° environ (centre f), un arc apical ($\alpha\beta$) de 130° environ (centre a) et un arc nucal ($\gamma\partial$) de 80° environ (centre n), dont les rayons ne sont pas en progression géométrique régulière. Entre les arcs nucal et apical s'intercale un arc intermédiaire irrégulier.

Pour l'étude des rapports topographiques de la tête, plus spécialement des rapports existant entre la neuromérie et la branchiomérie, il est nécessaire d'examiner séparément les deux faces de l'embryon (fig. X).

La face gauche, à peu près normale, présente des rapports

semblables à ceux de l'embryon normal ; neuromères et branchiomères convergent vers un centre commun *Ng*, situé sur l'axe II de l'embryon (fig. IX), ligne *SV-A*. Les neuromères peuvent être projetés sur un arc neuromérique de 51° environ, c'est-à-dire beaucoup plus court que normalement (76°). Les fentes branchiales (1-4 *f*) dessinent, par contre, un arc branchiomérique de 57°, c'est-à-dire un arc à peine plus petit

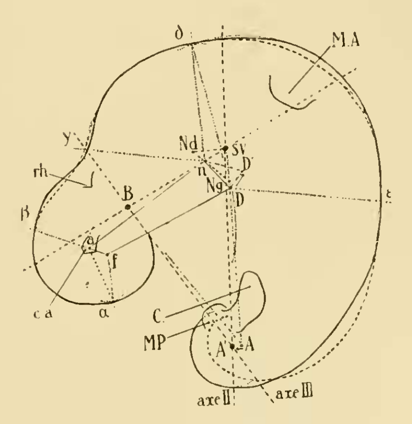


Fig. IX. — Embryon monstrueux. Courbes embryotectoniques (gr. 6).

Trait continu : croquis d'après les reconstructions.
Trait discontinu : croquis original.

A et *A'* = centres du cercle caudal.
a. = centre de l'arc apical (αβ).
B. = point buccal.
C. = queue.
c. a. = courbure apicale.
D et *D'* = centre de l'arc dorsal (δε).
f. = centre de l'arc frontal (Bα).
M. A. = membre antérieur.
M. P. = membre postérieur.
n. = centre de l'arc nucal (γδ)
Nd et *Ng* = centres neuromériques droit et gauche.
rh. = angle du rhombencéphale.
S V. = sinus veineux du cœur.

que l'arc branchiomérique gauche (59°) de l'embryon normal. Les correspondances sont les suivantes (fig. X) : la 4e fente branchiale est en regard de l'intervalle séparant les deux premiers somites occipitaux (*a. b.*) ; la 3e dans le prolongement de l'intervalle théorique des VIIe et VIIIe neuromères ; la 2e vis-à-vis du sillon creusé entre les Ve et VIe segments nerveux.

Ce sont là les rapports habituels avec l'équivalence que nous avons toujours retrouvée chez les Mammifères : un arc branchial équivaut angulairement à deux neuromères.

Quant à la Ire fente, elle paraît au premier abord correspondre à l'intervalle des Ier et IIe neuromères, ce qui donnerait à l'arc hyoïde la valeur de quatre neuromères. En réalité, la Ire fente branchiale, l'angle stoméal (*B'*) et la fossette cristallinienne (*p. c.*) rayonnent autour d'un second centre conjugué *N'g*, comme sur la face droite de l'embryon normal. Dès lors, la ligne passant par la Ire fente et ce point *N'g* coupe le sillon interneuromérique IIIe-IVe. Les rapports habituels se retrouvent une fois de plus; l'arc hyoïde équivaut angulairement à deux neuromères comme chez les autres embryons de Mammifères.

De même, l'angle stoméal (*B'*) se trouve dans le prolongement du sillon séparant les Ier et IIe neuromères, ce qui fait que l'arc mandibulaire équivaut lui aussi à deux segments.

Plus en avant, les correspondances sont plus difficiles à établir. Cependant, la ligne passant par le point *N'g* et le centre cristallinien (*p. c.*) coupe la courbure apicale et le mésencéphale au niveau d'un sillon, qui paraît être la limite des deux segments que nous avons interprétés comme segments mésencéphaliques (*y. z.*) dans l'embryon normal. Il en résulterait que la région maxillaire supérieure, peu modelée, il est vrai, chez cet embryon, mais comprise cependant entre l'angle stoméal (*B'*) et la fossette cristallinienne (*p. c.*), correspond aussi à deux segments céphaliques (Ier neuromère rhombencéphalique et 2e segment mésencéphalique *z.*), comme nous l'avons admis chez l'embryon de Mouton normal. Plus en avant encore, les rapports deviennent trop confus pour rien oser affirmer.

Les seules fossettes d'affleurement ganglionnaire qui soient marquées sont celle de la placode pneumogastrique et celle du facial. La première (*p* X1) est approximativement en regard de l'intervalle entre le VIIIe neuromère et le Ier somite occipital (*a.*), c'est-à-dire dans une position identique à celle qu'elle occupe chez l'embryon normal. La seconde (*p* VII) correspond imparfaitement au sillon neuromérique IVe-Ve (par rapport au point *N'g*).

La face droite, sur laquelle porte le maximum de malformation, présente des rapports équivalents en quantités, mais

un peu différents en nombres. Les fentes branchiales et les neuromères peuvent être projetés sur deux arcs de centre *Nd*. L'arc branchiomérique mesure 74°; il est donc passablement plus grand que du côté gauche (57°) et que chez l'embryon nor-

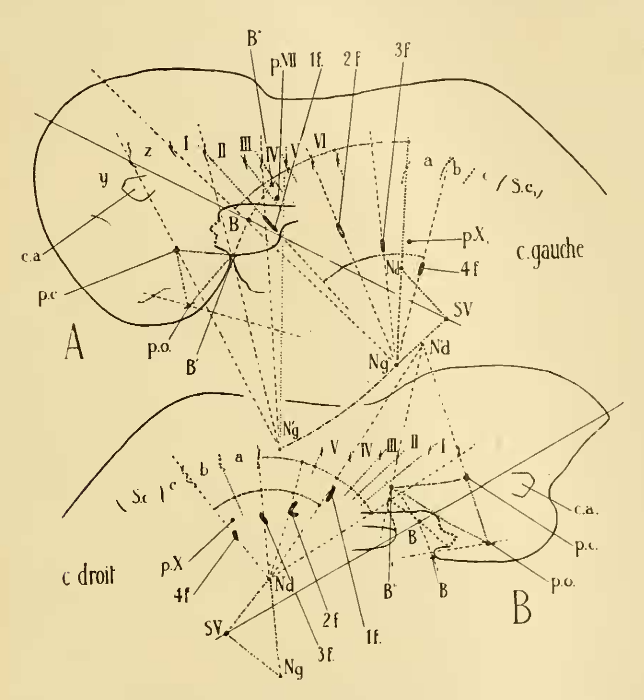


Fig. X. — Embryon monstrueux. Rapports embryotectoniques de la tête (gr. 15).

1 à 4 *f*	= fentes branchiales.	*Nd* et *Ng*	= centres neuromériques.
1 à VIII	= neuromères.	*p.* (VII et X)	= placodes épibranchiales.
a. b. c.	= somites occipitaux.	*p. c.*	= placode cristallinienne.
B.	= point buccal.	*p. o.*	= placode olfactive.
B' et *B''*	= angles gauche et droit du stomeum.	*S. c1.*	= 1er somite cervical.
c. a.	= courbure apicale.	*S V.*	= sinus veineux du cœur.
		y, z.	= segments préneuromériques ?

mal (59° et 67°). L'arc neuromérique mesure 63° ; il est aussi plus grand qu'à gauche (51°), mais notablement plus petit que chez l'embryon normal (76° en moyenne). Par suite de la déformation de toute cette face droite, la valeur embryotectonique de ces arcs est d'un intérêt moins grand que chez les embryons normaux.

Par contre, les correspondances entre les fentes branchiales (1-4 *f*) et les intervalles neuromériques sont des plus intéressantes : la 4e fente correspond au sillon séparant les deux derniers somites occipitaux (*b*. et *c*.) ; la 3e fente est vis-à-vis de l'intervalle compris entre le premier somite occipital (*a*) et le dernier neuromère (VIII) ; la 1re fente est en face du sillon situé entre les IVe et V^e neuromères.

Quant à la 2e fente, elle paraît correspondre à la limite théorique entre les VIe et VIIe neuromères, limite qui n'a pas pu être repérée sur les reconstructions.

Enfin, l'angle stoméal (*B''*) est dans le prolongement direct du sillon creusé entre les IIe et IIIe neuromères.

Cette topographie est différente, numériquement, de celle de la face gauche, en ce sens que toutes les correspondances sont en recul de la valeur d'un segment, comme cela ressort à première vue des tableaux comparatifs II et III ci-dessous (p. 292 et 293). Malgré cela, on retrouve les mêmes quantités, la même équivalence qu'à gauche et que chez l'embryon normal. Chez les deux embryons de Mouton, normal et monstrueux, l'arc mandibulaire et chaque arc branchial équivalent à deux segments céphaliques, comme nous l'avons démontré chez l'embryon humain.

La persistance de cette équivalence, malgré la déformation de la tête, est un argument de haute importance ; elle suggère l'idée que cette équivalence est un fait primordial dominant le modelage céphalique des Mammifères, quelles que soient les circonstances normales ou anormales de celui-ci. Nous rappellerons encore que, sur la face droite de l'embryon monstrueux, la fossette cristallinienne (*p. c.*) se trouve en rapport immédiat avec la limite antérieure du Ier neuromère, et que de ce fait la région maxillaire supérieure équivaut à deux segments, comme à gauche. Cette constatation acquiert, elle aussi, la valeur d'un argument décisif pour l'hypothèse que nous émettons à propos de l'embryon normal, que le bourgeon maxillaire supérieur est au point de vue embryotectonique équivalent à un arc branchial ou mandibulaire.

Les placodes ganglionnaires sont trop imparfaitement modelées sur la face droite de l'embryon monstrueux pour pouvoir être discutées au point de vue topographique.

Il est curieux de noter que les lignes passant par la 1re fente branchiale, l'angle stoméal (B''), le centre cristallinien ($p. c.$) et leurs intervalles neuromériques correspondants, se coupent en un point $N'd$ situé dorsalement (fig. X). Cette inversion du centre de convergence de la partie apicale de la tête s'explique, comme la différence numérique des rapports entre branchiomères et neuromères, par le mécanisme même de la malformation, comme nous le discuterons plus loin.

La différence numérique existant entre les deux faces de l'embryon, différence caractérisée, par exemple, par le fait que la 1re fente branchiale est en rapport avec l'intervalle neuromérique IIIe-IVe à gauche et IVe-V^e^ à droite, ne nous paraît explicable qu'en invoquant les glissements tectoniques que nous avons décrits dans le modelage de la tête de l'embryon humain. Ces glissements permettent au cerveau de progresser au-dessus du pharynx, jusqu'au moment où l'apparition des affleurements ganglionnaires (placodes) le fixe dans ses rapports définitifs.

Pour expliquer la différence numérique des rapports céphaliques, il suffit d'admettre qu'au moment du modelage des placodes, la malformation cérébrale et la dyssymétrie du pharynx étaient déjà telles, que la fixation ganglionnaire n'a pas pu se faire à droite dans les conditions habituelles. A droite, il y a eu persistance de rapports topographiques semblables à ceux que nous observons transitoirement chez l'embryon humain de BROMANN (N. T. 11) de 3^mm^ de longueur[1]. C'est là un point qui nous sera utile dans la discussion de la modalité de l'encéphaloschisis que nous étudions.

Au point de vue embryotectonique, il y a peu de chose à dire de la fissure cérébrale, dont l'interprétation est surtout une question de mécanisme tératogénique. Cependant, quelques

[1] BUJARD (4) p. 160 et tableau.

Tableau II

Rapports céphaliques de l'embryon de Mouton monstrueux de 7mm,8.

Côté gauche normal.

	Branchiomères et placodes	Neurom. et somites	Segm. céph.
	placode cristallinienne	?	1
		.... .	......
bourgeon maxillaire supérieur		?	2
	angle stoméal ganglion Ve p.	I	3
arc mandibulaire [1e arc branchial]		II	4
	....	III	5
	1e fente branchiale ganglion VIIe, VIIIe p.	IV	6
arc hyoïde [2e arc branchial]	*placode de la VIIe p.* VÉSICULE AUDITIVE	V	7
	2e fente branchiale ganglion IXe p.	VI	8
3e arc branchial	....		
	ganglion Xe p.	VII	9
	3e fente branchiale	......	......
4e arc branchial		VIII	10
	1e placode de la Xe p.	A	A
	4e fente branchiale	B	B
5e arc branchial	....	C	C

mots sont nécessaires à propos de l'orifice qui fait communiquer les cavités stoméale et cérébrale au niveau de l'hypophyse. Cette localisation, curieuse au premier abord, s'explique d'elle-même, si l'on se souvient que His, déjà, avait admis que l'extrémité antérieure de la plaque neurale devait être cher-

Tableau III

Rapports céphaliques de l'embryon de Mouton monstrueux de 7^{mm},8.

Côté droit anormal.

Segm. céph.	Neurom. et somites	Branchiomères et placodes.	
1	?		
......	......	....	
2	?		
		placode cristallienne	
3	I		bourgeon maxillaire supérieur
		....	
4	II	ganglion V^e p.	
		angle stoméal	
5	III		arc mandibulaire [1e arc branchial]
		.. ..	
6	IV	ganglion VIIe, VIIIe p.	
		1e fente branchiale	
7	V	VÉSICULE AUDITIVE	arc hyoïde [2e arc branchial]
		....	
8	VI	ganglion IXe p.	
......	... ..	2e fente branchiale	
9	VII	ganglion X^e p.	3e arc branchial
......	... ..	... .	
10	VIII		
		3e fente branchiale	
A	A		4e arc branchial
		....	
B	B		
		4e fente branchiale	
C	C		

chée au niveau de l'infundibulum. Pour nous, les connexions intimes qui existent au bord caudal du diverticule stoméal de l'hypophyse, entre le pharynx et la corde dorsale d'une part, entre l'ectoderme stoméal et la paroi cérébrale d'autre part, sont la preuve qu'il s'agit là du rebord céphalique de l'aire em-

bryonnaire primitive. Ce rebord a été transporté dans la profondeur par l'enroulement spiral et les glissements tectoniques qui caractérisent la construction de la tête des Mammifères. Nous reviendrons ailleurs, du reste, sur cette question qui ne peut être résolue que par des comparaisons avec d'autres espèces, comparaisons trop longues à détailler ici.

Dès lors, l'orifice situé sur la paroi craniale du diverticule hypophysaire n'est rien d'autre que la partie la plus antérieure de la gouttière neurale primitive. La fermeture de cette région est habituellement précoce, de telle sorte que le neuropore céphalique est reporté peu à peu dans le sens dorsal. Le pont tissulaire qui sépare cet orifice de la large fissure prosencéphalique (neuropore céphalique proprement dit) paraît être dû à la croissance des bourgeons frontaux et à la différenciation des placodes olfactives; leur coalescence se serait faite secondairement, malgré la malformation grave qui a frappé tout le cerveau.

3. *Teratogenèse de l'embryon de Mouton de 7,8mm de longueur.*

Au point de vue tératologique, il nous reste à discuter la causalité de cette persistance d'un large neuropore céphalique, le mécanisme (modalité) qui a engendré les diverses malformations de l'embryon et l'époque (période tératogénique) à laquelle la cause malformante a dû agir pour provoquer la monstruosité, telle que nous l'observons.

La causalité des malformations cérébrales a été interprétée, en général, dans un sens trop univoque[1]. A notre avis, il faut absolument distinguer, parmi les diverses variétés de fissurations cérébro-craniennes, comme du reste parmi toutes les nuances d'anomalies médullo-rachidiennes, deux séries qui n'ont aucune relation génétique entre elles.

1. Les neuroschisis vrais[2] (encéphaloschisis et myeloschisis ouralis) qui sont des malformations primai-

[1] Ernst (5), *Die Missbildungen des Nervensystems*, 1909.

[2] Le terme de *neuroschisis* serait le plus commode pour désigner les fissurations primaires de l'axe cérébro-spinal, par persistance des neuropores: *neuroschisis cerebralis* (encéphaloschisis) ou *caudalis* (myeloschisis ouralis).

res par défaut de fermeture de la gouttière neurale, sous une influence quelconque, le plus souvent mécanique. Ce sont de beaucoup les plus rares.

2. Les spina bifida proprement dites et les malformations analogues, qui sont des malformations secondaires, comme l'a démontré Rabaud dans une série de travaux (1905-1912). Ce sont les plus fréquentes.

Notre cas particulier appartient évidemment au premier groupe; c'est un encéphaloschisis vrai, sans aucune altération inflammatoire reconnaissable sur les préparations microscopiques. Son intégrité vasculaire est aussi complète que celle de son frère, l'embryon normal, car il est impossible de faire état de la vascularisation relativement intense du tissu peri-cérébral; cette vascularisation n'est pas plus marquée que celle que l'on observe couramment chez les embryons du même stade.

Les causes des neuroschisis primitifs sont variées. L'embryologie expérimentale a observé cette malformation, véritable arrêt de développement, sous les influences les plus diverses: étroitesse de l'amnios, expériences de Dareste; action des solutions hypertoniques et actions secondaires de l'irradiation ovulaire, expériences d'Hertwig, etc. Aucune de ces actions ne peut être invoquée dans notre cas. L'hypothèse d'un déterminant interne ou externe, ovulaire ou maternel, de nature physico-chimique, doit être écartée de prime abord; en effet, notre embryon appartient à une grossesse gémellaire univitelline, dont le second embryon est parfaitement normal et a pu nous servir d'étalon de comparaison. Admettre une étroitesse de l'amnios est une hypothèse tout aussi gratuite; rien dans nos observations ne permettant de supposer une telle hypoplasie.

Notre cas dépend d'une cause à la fois plus fréquente et plus

Il devrait être malheureusement rejeté au point de vue étymologique. En effet, νεῦρον signifie la « fibre nerveuse » et non pas l'« appareil nerveux » dans sa totalité. La même critique peut être faite aux expressions de « neuropores », etc., devenues d'usage courant.

simple, l'action mécanique de brides amniotiques (fig. XIV, p. 300)[1]. Si nous n'avons pas pu retrouver ces brides elles-mêmes, par suite de l'ouverture de l'amnios, nous avons pu repérer leur point d'insertion par des débris tissulaires. La plus importante d'entre elles était insérée sur le bord du volet prosencéphalique ; c'est elle qui paraît avoir fait dévier tout le développement de la tête. Une seconde bride était fixée sur le

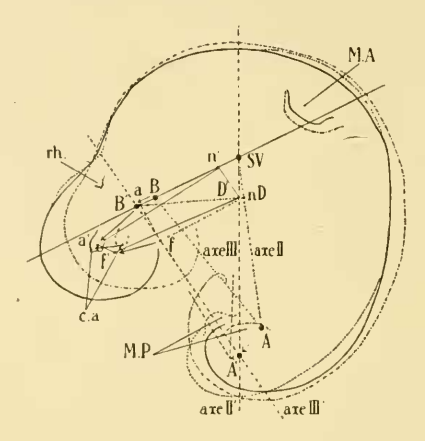


Fig. XI. — Comparaison des profils des deux embryons (gr. 6).

Trait continu et signes ' = embryon monstrueux.
Trait discontinu et signes ord. = embryon normal.

A et *A'*	= centres des cercles caudaux.	*M. P.*	= membres postérieurs.
a et *a'*	= centres des arcs apicaux.	*n.*	= centre de l'arc nucal de l'embryon monstrueux.
B et *B'*	= points buccaux.	*nD.*	= centre de l'arc nuco-dorsal de l'embryon normal.
c. a.	= courbe apicale.	*rh.*	= angle du rhombencéphale.
D'	= centre de l'arc dorsal de l'embryon monstrueux.	*S V.*	= sinus veineux du cœur.
f et *f'*	= centres des arcs frontaux.		
M. A.	= membres antérieurs.		

dos de l'embryon, au niveau des 5e et 7e segments cervicaux, soit en arrière du membre thoracique droit. La large insertion de cette bride a provoqué une profonde déchirure de la peau et des myotomes de la région. Nous n'avons pas pu déterminer la nature et l'origine de ces brides.

La comparaison minutieuse des deux embryons de Mouton

[1] Pl. 10, fig. 10, *br.*

normal et monstrueux, la superposition de leurs profils après réduction aux mêmes dimensions, permet de révéler plus clairement la modalité de la malformation.

Pour cette étude, nous comparons les deux profils de façon à superposer les deux lignes B-SV des deux embryons en faisant coïncider les points SV (sinus veineux). Dans ces conditions, le défaut d'enroulement de la tête devient évident (fig. XI). La

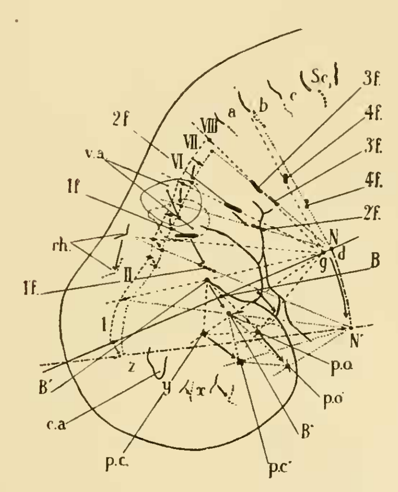


Fig. XII. — Comparaison des rapports embryotectoniques des deux faces de l'embryon normal (gr. 15).

1 à 4 *f* / 1' à 4' *f* = fentes branchiales.
I à VIII = neuromères.
a, b, c. = somites occipitaux.
B et *B'* = angles du stoméum.
c. a. = courbure apicale.
N (g, d) / *N'* = centres neuromériques gauche et droit.
pc. et *pc'* = placodes cristalliniennes.
po. et *po'* = placodes olfactives.
rh. = angles du rhombencéphale.
S. c1. = 1er somite occipital.
v. a. = vésicules auditives.
x. y. z. = segments préneuromériques ?

région céphalique s'est allongée dans le sens ventral, sans pouvoir se fléchir; la longueur B-SV a grandi de $^1/_5$; la spire céphalique ne s'est pas réalisée; le modelage tout entier de la tête a été faussé. Parallèlement, la région caudale a été légèrement déplacée dans le même sens, tandis que les deux angles $\varkappa$ restaient à peu près constants (35° et 34°). Signalons la coïncidence inattendue des angles rhombencéphaliques gauches (*rh*) des deux embryons.

La comparaison par superposition des deux faces de chaque embryon est encore plus intéressante.

Chez l'embryon normal, les deux faces (fig. XII), présentent des rapports semblables et un certain nombre de symétries certaines : somites occipitaux (*a.-c.*), neuromères (Ier-VIIIe). Il faut noter, cependant, un léger tassement de ces organes sur la face gauche, tassement surtout marqué pour les cinq premiers neuromères. Parallèlement, l'angle rhombencéphalique (*rh.*) gauche est passablement en recul sur le droit ; de même pour les vésicules auditives (*v. a.*) placées en regard des Ve neuromères. Les trois dernières fentes branchiales (2-4 *f*) sont plus dorsales à gauche qu'à droite, mais sont à peu près sur les mêmes lignes de projection. Le recul par tassement des organes gauches, ou mieux, la dispersion par extension des organes droits, est encore plus marquée pour la 1re fente branchiale (1 *f*), l'angle stoméal (B) et les placodes olfactive (*p. o.*) et cristallinienne (*p. c.*). Tous ces points sont plus dorsaux à gauche qu'à droite. Ceci crée une dyssymétrie en relation avec la torsion spirale de la tête à gauche, qui fait que le côté droit est plus étendu et le gauche plus ramassé sur lui-même.

Chez l'embryon monstrueux (fig. XIII), la discordance est presque complète. La torsion est inversée ; tous les organes droits sont fortement reportés dans le sens dorsal. Les neuromères sont refoulés dans le sens caudal de telle sorte que le 1er neuromère droit correspond au IIe gauche et le Ve droit au VIe gauche. Il en est résulté un tassement énorme des derniers neuromères droits (VIe à VIIIe) qui, à eux trois, occupent le même espace que les deux neuromères (VIIe et VIIIe) gauches. En effet, dans la région occipitale, les somites (*a.-c.*) sont en regard les uns des autres, comme chez l'embryon normal.

La vésicule auditive (*v. a.*) droite est non seulement en recul par rapport à la gauche, mais est beaucoup plus dorsale ; de même l'angle rhombencéphalique (*rh.*) droit est sur la ligne dorsale, tandis que tout le toit de la fosse rhomboïdale est reportée sur la face gauche.

Les fentes branchiales (1-4 *f*), elles aussi, sont déplacées.

Les deux dernières se correspondent approximativement à droite et à gauche, mais les deux premières fentes droites sont violemment refoulées dans le sens dorsal ; de même pour l'angle stoméal (B), de même encore pour les placodes cristalliniennes (*p. c.*) et olfactives (*p. o.*). Il en résulte une asymétrie non seulement inversée par rapport à celle de l'embryon normal, mais beaucoup plus grave et s'étendant à un plus grand nombre d'organes.

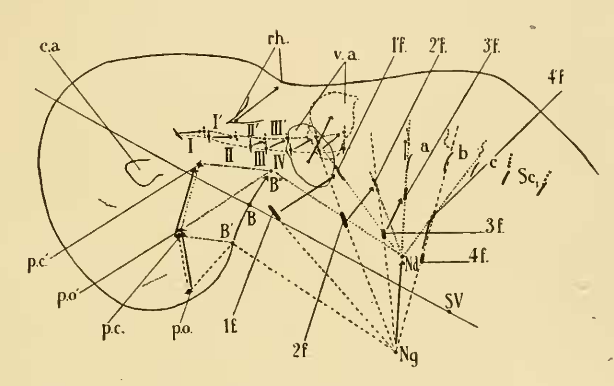


FIG. XIII. — Comparaison des rapports embryotectoniques des deux faces de l'embryon monstrueux (gr. 15).

1 à 4 *f* / 1' à 4' *f* = fentes branchiales.
I à IV / I' à III' = neuromères.
a, b, c, = somites occipitaux.
B = points bucaux.
B et *B''* = angles du stoméum.
c. a. = courbure apicale.
Nd et *Ng* = centres neuromériques gauche et droit.
pc. et *pc'* = placodes cristalliniennes.
po. et *po'* = placodes olfactives.
rh. = angles du rhombencéphale.
S. c1 = 1er somite cervical.
v. a. = vésicules auditives.

Enfin, le cœur lui-même est malformé et présente tous les caractères d'un arrêt de développement. Son allure générale est en tous points comparable à celle du cœur de l'embryon humain décrit par THOMPSON (9), embryon de $2^{mm},5$ (N. T., n° 7). Tous deux sont caractérisés par un large bulbe cardiaque placé transversalement en avant des oreillettes, se relevant à gauche pour se distribuer aux arcs aortiques et s'abaissant à droite pour se continuer avec le ventricule. Chez tous deux, le sinus veineux comprend encore deux cornes unies par une pièce intermédiaire rétrécie, transversale chez l'embryon humain, verti-

cale chez notre embryon de Mouton monstrueux, Les deux cœurs se distinguent, par contre, par la structure des oreillettes. En effet, chez l'embryon humain, la cavité est encore large et commune ; ici, il y a déjà deux petites cavités auriculaires communiquant séparément avec chacune des cornes du sinus veineux. On a nettement l'impression d'une dissociation dans le modelage du cœur; tandis que la diversification de ses cavités essayait de s'effectuer, sa forme anatomique générale a été fixée dans un stade primitif.

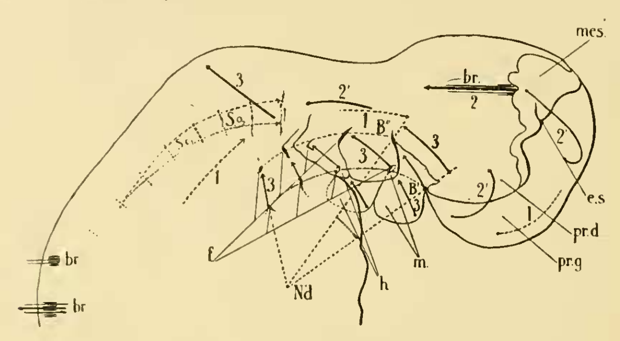


Fig. XIV. — Mécanisme tératogénique de l'embryon monstrueux.

B' et *B''*	= angles du stoméum.	*mes.*	= mésencéphale.
br.	= brides amniotiques.	*Nd.*	= centre neuromérique droit.
e. s.	= encéphaloschisis.	*pr. d.*	= paroi droite du prosencéphale.
f.	= fentes branchiales.	*pr. g.*	= paroi gauche du prosencéphale.
h.	= arc hyoïde.	*S. c1*	= 1er somite cervical.
m.	= arc mandibulaire.	*S. o2*	= 2e somite occipital.

Flèche 1 = glissements embryotectoniques normaux.
Flèches 2 et 2' = tractions ou résistances anormales exercées par les brides amniotiques.
Flèche 3 = glissements anormaux ou tératogéniques.

Toutes ces malformations sont concomittantes et dépendent de la même cause mécanique (fig. XIV). Tandis que la face gauche de l'embryon poursuivait une évolution presque normale, la face droite a été comprimée par deux forces antagonistes : 1° la poussée des glissements tectoniques d'arrière en avant, conséquence de toute la croissance embryonnaire (flèches *1*); 2° la résistance de la bride amniotique fixée sur le bord du mésencéphale (flèches *2* et *2'*).

De cet antagonisme est résulté un tassement des organes,

suivi de leur « éruption » dans le sens dorsal, avec accentuation de la courbure nucale (flèche 3) ; les somites et les neuromères ont été refoulés dorsalement; les arcs branchiaux ont été écrasés les uns sur les autres et violemment imprimés dans le plancher pharyngien. Ce tassement de toute la région branchiale peut être mesuré par l'angle *B'. Nd. B''* (de 20° env.) compris entre les deux commissures stoméales. Parallèlement à ce refoulement, la paroi prosencéphalique a été retournée dans le sens dorsal et la torsion spirale de l'embryon a été inversée.

Quant au cœur, suspendu aux arcs branchiaux par les arcs aortiques et la veine de Cuvier, il n'a pu effectuer sa torsion de droite à gauche, qui devait placer verticalement le bulbe cardiaque et permettre le modelage normal de ses parties. Le bulbe cardiaque a été maintenu dans sa position primitive et, de ce fait, toute l'évolution du cœur a été troublée ; bien plus, les inégalités de croissance qui se sont fatalement produites ont déplacé les cornes du sinus veineux, abaissant peu à peu la corne et l'oreillette gauches jusqu'à ce que la pièce intermédiaire du sinus soit devenue presque verticale.

Il est bien difficile de déterminer l'origine de la bride amniotique, qui a été le facteur mécanique de toutes les malformations. Son action a dû commencer à se faire sentir au moment où aurait dû s'achever la fermeture du canal neural et se resserrer l'enroulement spiral de la tête, c'est-à-dire à un stade qui correspondrait aux embryons humains de 15-20 somites et de $2^{mm},5$ de longueur. Cette époque nous est désignée par la persistance d'un large neuropore céphalique[1], par la forme du cœur dont les caractères anatomiques sont encore très voisins de celui de l'embryon humain de $2^{mm},5$ et par les rapports

[1] Le neuropore céphalique est fermé chez les Mammifères, aux stades suivants (Keibel (7) Normentafeln) :

1. Embryon de Cerf (*Cervus capreolus*) de 29 somites et long de $5^{mm},4$.
2. Embryon de Porc (*Sus scrofa*) de 19-21 somites et long de $3^{mm},6$ env.
3. Embryon de Lapin (*Lepus cuniculus*) de 10-20 somites et long de $3^{mm},5$ à 4.
4. Embryon humain (N. T., n° 7) de 23 somites et long de $2^{mm},5$.

existant entre branchiomères et neuromères, qui, à droite, sont encore ceux de l'embryon humain de 3mm.

Durant cette période tératogénique, relativement courte, l'encéphaloschisis a été créé et les glissements embryotectoniques de la tête ont été arrêtés dans leur évolution. Cependant, la bride amniotique, de plus en plus tendue par la croissance de l'embryon, a dû se rompre assez rapidement pour que la croissance secondaire des organes malformés ait pu s'effectuer. En effet, le cœur et les arcs branchiaux ont un volume normal; seule la paroi cérébrale paraît hypoplasiée.

Conclusions.

Au point de vue embryotectonique, nos deux embryons de Mouton, aussi bien le monstrueux que son frère le normal, confirment et complètent les faits que nous avons déjà observés et décrits chez les embryons humains. On peut admettre que chez les embryons de Mammifères:

1° Chaque arc branchial (branchiomère) équivaut angulairement à deux neuromères; la branchiomérie et la neuromérie ne sont donc pas directement équivalentes.

2° L'arc mandibulaire a une valeur égale et ne serait qu'un branchiomère.

3° Le bourgeon maxillaire supérieur paraît avoir aussi une valeur angulaire semblable; il correspondrait au 1er des neuromères rhombencéphalique et à un segment mésencéphalique.

4° La segmentation branchiomérique paraît complétée par celle des placodes ganglionnaires; la répartition de ces dernières conduit à l'hypothèse que la segmentation primitive de la tête aurait été marquée (chez les Mammifères tout au moins) par une série de sillons correspondant aux intervalles neuromériques et que de ces fossettes, les unes auraient évolué en poches branchiales, les autres en placodes ganglionnaires et ceci alternativement.

5° Le point de confluence de la corde dorsale avec le pharynx, au niveau du rebord caudal du diverticule stoméal de l'hypo-

physe, paraît correspondre à l'extrémité céphalique primitive de l'aire embryonnaire.

Au point de vue tératologique, notre embryon de Mouton monstrueux se révèle comme un cas d'encéphaloschisis primitif avec persistance d'une large fissure (neuropore) intéressant tout le prosencéphale. Quant à sa modalité et à sa causalité, on peut admettre que :

1° La malformatien cérébrale est due à une bride amniotique, fixée sur le bord droit de la gouttière neurale, qui aurait renversé à droite toute la paroi de la 1re vésicule cérébrale en empêchant sa coalescence avec le bord gauche de la gouttière neurale.

2° Les tractions exercées par cette bride sur le cerveau, combinées peut-être avec celles d'une autre bride fixée sur le dos de l'embryon, au niveau des 6e et 7e segments cervicaux, ont retenti sur tout le modelage céphalique en arrêtant les glissements tectoniques par lesquels se fait la mise en place des organes et en déviant leur croissance.

3° Il y a eu un tassement du rhombencéphale et un raccourcissement de l'arc neuromérique.

4° Tout le pharynx et toute la région branchiale ont été tordus sur leur axe de telle sorte que les poches branchiales droites ont été reportées beaucoup plus dorsalement qu'à gauche.

5° Le tassement mécanique du rhombencéphale s'est propagé à la région pharyngienne en provoquant une sorte de télescopage des arcs branchiaux les uns sur les autres ; les 3e et 4e arcs sont presque complètement recouverts par le 2e et la fente stoméale en a été transformée en un large espace rhomboïdal.

6° Les glissements tectoniques de la tête n'ayant pu s'achever normalement, les fentes branchiales ont acquis des rapports neuromériques en recul, à droite, de la valeur d'un segment céphalique (ces concordances sont égales à celles qui existent

transitoirement chez l'embryon humain de 3^{mm}, embryon Broman, (N. T., n° 11).

7° Les malformations pharyngiennes ont déplacé les arcs aortiques et les canaux de Cuvier, si bien que la torsion du cœur en a été modifiée et que l'évolution de cet organe est devenue complètement anormale.

Cette observation d'encéphaloschisis primitif chez l'embryon de Mouton peut être mise en parallèle avec la description de l'embryon humain de Bremer (longueur 4^{mm}) qui, lui aussi, doit être considéré comme tératologique et comme un cas d'encéphaloschisis à son début.

Il est nécessaire de distinguer les *neuroschisis primitifs* des *spina bifida* et malformations analogues qui sont des altérations secondaires de l'appareil neural.

OUVRAGES CITÉS :

1. Bremer. *Description of a 4mm human embryo.* Amer. Journ. of Anat., Vol. V, p. 459. 1905.
2. Bujard. *Reconstructions plastiques du système nerveux central, des ganglions et des épithéliums sensoriels céphaliques d'un embryon de mouton de 7mm.* C. R. Assoc. Anatom., 13e réunion. p. 205-211. Paris, 1911.
3. Bujard. *Remarques sur le mécanisme du modelage des embryons humains (jusqu'à 6 à 7mm de longueur). Courbes embryotectoniques.* Anatom. und Entwickl. Monographien, herausg. von Prof. W. Roux. Heft 3, II-96 p., 43 fig. Leipzig und Berlin, 1914.
4. Bujard. *Remarques sur le modelage de la tête de l'embryon humain (note préliminaire).* Arch. Sc. phys. et nat. (4), Vol. 41, p. 158-161. 1916.
5. Ernst, P. *Missbildungen des Nervensystems.* In : Schwalbe. *Die Morphologie des Missbildungen der Menschen und der Thiere,* Teil 3 : *Die Einzelmissbildungen,* Abt. 2, p. 67 et suiv. 1909.
6. Froriep. *Ueber Anlagen von Sinnesorganes am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung der Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft des Zungenmusculaturs.* Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1885, p. 1-55.
7. Keibel. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere :*
   - I. Keibel. *Normentafeln zur Entwicklung des Schweines.* 1897.
   - V. Minot, Ch. S. and E. Taylor. *Normal plates of the development of the Rabbit.* 1905.
   - VI. Sakurai, Ts. *Normentafeln zur Entwicklung des Rehes.* 1906.
   - VIII. Keibel und Elze. *Normentafeln zur Entwicklung des Menschen.* 1908.
8. Kingsbury. *The Development of the human pharynx.* I. *The pharyngeal derivatives.* Amer. Journ. of Anat., Vol. 18, p. 354-359. 1915.
9. Thompson. *Description of a human embryo of twenty-three paired somite.* Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 41, (3) Vol. 2, p. 167-170. 1907.